

addansonia

16/2

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE

et

JEAN-F. LEROY

Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
au Muséum

Professeur
au Muséum

Série 2

TOME 16

FASCICULE 2

1976

DATE DE PUBLICATION : 12 Août 1976

ISSN 0001-804X

LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
16, rue Buffon, 75005 Paris

COMITÉ DE RÉDACTION

- A. AUBRÉVILLE : Membre de l'Institut, Professeur Honoraire au Muséum national d'Histoire naturelle.
E. BOUREAU : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
F. DEMARET : Directeur du Jardin Botanique national de Belgique.
P. JAEGER : Professeur à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg.
J. LEANDRI : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
J.-F. LEROY : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. LETOUZEY : Maître de Recherches au C.N.R.S.
J. MIÈGE : Directeur des Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève.
R. SCHNELL : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
M.-L. TARDIEU-BLOT : Directeur de Laboratoire à l'E.P.H.E.
J. TROCHAIN : Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
M. VAN CAMPO : Directeur de Recherches au C.N.R.S.

Rédaction : A. LE THOMAS et J. JÉRÉMIE.

Gérant-éditeur : J. RAYNAL.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits doivent être accompagnés de deux résumés, placés en tête d'article, l'un en français, l'autre de préférence en anglais; l'auteur ne doit y être mentionné qu'à la troisième personne. Le texte doit être dactylographié sur une seule face, avec un double interligne et une marge suffisante, sans aucune indication typographique. L'index bibliographique doit être rédigé sur le modèle adopté par la revue.

Pour tous les articles de taxonomie il est recommandé aux auteurs de préparer leur index en indiquant les synonymes en *italiques*, les nouveautés en *caractères gras* et les noms d'auteurs des différents taxons.

Le format des planches doit être de 16 × 11 cm après réduction. Les figures dans le texte sont acceptées.

Les auteurs reçoivent gratuitement cinquante tirés à part; le supplément qu'ils doivent indiquer s'ils le désirent sera à leurs frais.

Toute correspondance ainsi que les abonnements et les manuscrits doivent être adressés à :

ADANSONIA

16, rue Buffon, 75005 Paris — Tél. : 331.30.35

Prix de l'abonnement 1976 : France et Outre-Mer : 130 F
Étranger : 140 F

C.C.P. : Association de Botanique Tropicale
La Source 33075.20 W

SOMMAIRE

LEROY J.-F. — Essais de Taxonomie synchrétique. 1. Étude sur les <i>Meliaceæ</i> de Madagascar	167
AUBRÉVILLE A. — Essai d'interprétation nouvelle de la distribution des Diptérocarpacées	205
RAYNAL J. — Notes cypérolologiques : 27. Identification de deux <i>Scleria</i> de Poiret.	211
GOVINDARAJALU E. & RAYNAL J. — Notes cypérolologiques : 28. Compléments sur le genre <i>Rikliella</i> J. Rayn.. . . .	219
BOSSER J. — Le genre <i>Hederorkis</i> Thou. (<i>Orchidaceæ</i>) aux Mascareignes et aux Seychelles.	225
LETOUZÉY R. & WHITE F. — Chrysobalanacées nouvelles du Cameroun et du Gabon.	229
FRIEDMANN F. & CREMERS G. — Observations sur les Euphorbes coralliformes de Madagascar	245
BOITEAU P. & ALLORGE L. — Sur le statut des <i>Conopharyngia</i> au sens de Stapf.	259
BOURREIL P., GHIGLIONE C. & THINON M. — Contribution à l'étude morpho-anatomique, biométrique et biochimique des caryopses de Graminées du genre <i>Stipagrostis</i> Nees	283

ESSAIS DE TAXONOMIE SYNCRÉTIQUE

1. ÉTUDE SUR LES *MELIACEÆ* DE MADAGASCAR

par Jean-François LEROY

ABSTRACT: Besides numerical taxonomy, and perhaps in a slight opposition to it, there is a modern taxonomy attempting to emphasize the biological viewpoint, founded on the ontogenetic and phylogenetic study of organisms. According to these views, one must not consider isolated or empirical characters, but relationships between them and their biological significance. Taxonomy is a theoretical enterprise endeavouring, as far as possible, an integration of isolated characters into a superior function (evolution or development). It should be named *syncretic taxonomy* in order to underline the importance of characters considered as parts of an integrated whole.

Here these ideas are enlightened by studies on Malagasy *Meliaceæ*. Besides a theoretical part, five new taxa are described, viz. three new species, and one genus typifying a new subfamily.

*
* *

Toutes les descriptions de *Meliaceæ* publiées, y compris celles dont je suis l'auteur, sont des descriptions classiques de type dit empirique ou objectif. Elles rassemblent ou prétendent rassembler les données que tout botaniste d'expérience est capable de percevoir, en se gardant de l'inférence, à la suite d'une analyse suffisamment poussée des organes de la plante. C'est là une opération mal définie, car dans le rapport de connaissance entre le descripteur et le caractère, celui-ci n'a que les contours qu'on lui prête et celui-là ignore une bonne part des déterminismes intellectuels mis en branle dans les profondeurs de son subconscient. En fait, allant à chaque pas au-delà du strict constat des faits bruts, la description classique réunit sur un même plan des éléments parfaitement hétérogènes quant à leur signification scientifique. Affirmer, comme je l'ai fait, qu'il existe 1-2 ovules *vestigiaux* par loge chez le *Capuronianthus* n'est qu'une hypothèse, mais en raison du très grand degré de probabilité qui s'y attache, je l'ai fait inconsciemment accéder au rang de fait; et fait de rang très élevé — mais l'établissement de la hiérarchie relève d'un deuxième temps et plein de conscience celui-là — venant se joindre à quelques autres : capsules à déhiscence septifrage, graines non ailées, *semblant* constituer le syndrome d'une sous-famille à part, où prendraient place le *Carapa* et

le *Xylocarpus* : les *Carapoidea*. J'ai dit « semblant constituer » indiquant ainsi la frontière au-delà de laquelle commence le domaine de l'hypothèse reconnue. Domaine où les auteurs ne se laissent entraîner qu'avec prudence ou crainte, et qui, de toute évidence, reste étranger à celui de la description taxonomique. Mais celle-ci, sur le plan des progrès de la connaissance, ne vaut-elle pas que dans la mesure où elle touche la frontière de l'hypothèse? où, sorte de « schème moteur », elle incite à cette dernière? La description empirique, statique, celle qu'on exprime communément par le dessin du visible et qui semble la plus incontestable, est certainement d'un grand intérêt pratique. Se donnant pour telle, elle ne trompe pas, et peut, par sa perfection, aider grandement aux progrès de la science et confiner aux sommets du travail humain. Dans son essence cependant, elle ne relève pas de la science, laquelle est une entreprise théorique et périlleuse. Au-delà de la description classique, se trouve un immense domaine de recherche presque encore vierge, celui de la Taxonomie fondée sur l'ontogénétique générale et comparative : étude des formes et des fonctions au cours du développement de l'individu, dans ses rapports avec le milieu et dans ses rapports de parenté et de descendance, taxonomie des mécanismes ontogénétiques dans un cadre phylogénétique.

En opposition aux méthodes anciennement établies, fondées sur le principe de la subordination des caractères et accusées, souvent à juste titre, de subjectivité, les méthodes modernes de la taxonomie numérique ont tenté de pousser à l'extrême l'objectivité de la connaissance, en décomposant l'objet en éléments supposés sans relation entre eux, introduisant ainsi la notion de caractère isolé. A la limite, l'être vivant devient taxonomiquement une *mosaïque* de caractères et donc matériel privilégié pour le traitement mathématique et l'emploi de l'ordinateur. C'est une méthode intéressante dans la mesure où elle force à pratiquer une analyse rigoureuse et approfondie de l'objet, mais dont la portée reste limitée, voire même dangereuse en ce qu'elle ne résout nullement le problème classique posé par la nature du fait. De plus, elle nous prive d'emblée d'une part d'information : celle que, par intuition — due à l'ordinateur cérébral après une longue expérience pratique — nous semblons détenir a priori et comme subjectivement.

Je propose au contraire de retenir initialement cette information et d'en faire la trame de recherches poussées, redonnant ainsi à l'intuition son rôle moteur en taxonomie. C'est en procédant de la sorte, et malgré les embûches insurmontables, que les grands naturalistes du XVIII^e et du XIX^e siècle — je pense notamment à Bernard et Antoine Laurent DE JUS-SIEU — ont fait leurs œuvres immortelles; c'est aussi en procédant de la sorte qu'ils se sont du même coup exposés aux critiques modernes et qu'ils ont suscité les réactions de la taxonomie numérique déjà pressentie par ADANSON dès 1763. En vérité, la science des siècles passés ne permettait pas plus la construction biologique d'une taxonomie qu'elle ne permettait, parce que le caractère taxonomique est un caractère biologique, l'élaboration d'une taxonomie numérique.

La taxonomie syncrétique¹, par opposition à la taxonomie numérique,

tente de saisir les rapports entre caractères et de fonder sur le lien, sur la fonction, sur le global. En direction non pas seulement de l'établissement de syndromes de caractères mais aussi de leur compréhension génétique et physiologique, et, éventuellement, de leur réduction à l'unité, dans la perspective encore bien lointaine de la taxonomie moléculaire.

Voici, par exemple, quelques caractères extraits d'une description du *Capurionanthus* par PENNINGTON & STYLES, auteurs d'une très belle monographie sur les *Meliaceæ* (15) :

Bourgeons nus. Feuilles décussées pennées. Fleurs unisexuées en courts racèmes ou panicules axillaires. Calice profondément 4-lobé ou avec 4 sépales libres, imbriqués. Pétales 4 (5), libres, ordinairement contortés, moins fréquemment imbriqués. Anthères 8... Ovaire 2-4-loculaire... Capsule à 3-4 valves, courtement rostrée avec un stipe court.

Cette description, excellente dans le mode classique, exprime une analyse strictement empirique, soigneusement tenue en dehors de toute considération théorique. Aucune indication des rapports existant entre les différentes parties, type de rapports dont rend compte le diagramme théorique. Aucune indication relevant de l'ontogénétique et mettant en lumière des rapports de succession ou des faits de genèse.

On trouvera ci-dessous un essai de taxonomie syncrétique appliquée à l'étude de deux genres de *Meliaceæ* présents à Madagascar et très lointainement apparentés : *Neobeguea* et *Capurionanthus*. J'y ajouterai l'étude d'un genre nouveau assez extraordinaire, relevant d'un tout autre groupe encore inconnu, le *Neomangenotia*.

Je tenterai de traiter ces genres dans l'esprit que j'ai défini, en m'efforçant de saisir les apparentements, démarche qui devrait éclairer la signification taxonomique des caractères, mais qui entraîne à étendre l'étude à d'autres genres comme le *Khaya*, proche parent du *Neobeguea*, d'une part, le *Xylocarpus* et le *Carapa*, parmi les alliés éloignés du *Capurionanthus*, d'autre part.

J'ai, bien entendu, choisi un terrain où dans l'état actuel de nos connaissances, je pouvais amorcer pratiquement une Taxonomie syncrétique. Les champs difficiles où la phylogenèse et l'ontogenèse en sont encore à des balbutiements ont été écartés, notamment la Caryologie, la Palynologie, la Chimiotaxonomie. L'œuvre de l'avenir sera de jeter les ponts et de construire une science d'ensemble parfaitement intégrée. Dans mon esprit, la Taxonomie syncrétique est une méthode absolument générale, mais qui, pour le moment, ne peut prétendre qu'à une amélioration notable de la Taxonomie classique, à la fois sur le plan pratique, dans certains secteurs,

1. Appellation, déjà proposée dans une publication antérieure (13), d'une méthode que j'ai pratiquée et définie entre 1961 et 1968. Il faut se garder ici de prendre le terme de syncrétisme dans ses sens habituels tels qu'ils sont rapportés par André LALANDE (Dict. phil.). Il n'y entre, bien entendu, aucune connotation de connaissance grossière ou conventionnelle. Appliqué à une méthode, il signifie l'accent mis sur le global, non seulement au départ — l'analyse pouvant être immédiate — mais comme finalité du processus, essentiellement analytique, de recherche. Le global final est un global reconstitué, théoriquement élaboré, rendu adéquat aux préoccupations de la connaissance. Comme l'écrit B. VERDCOURT (18) « when a classification is natural it is found that... it has useful information locked up in it not apparent at first sight ».

et sur le plan des perspectives. Elle n'est en somme qu'un infléchissement biologique déterminé, conforme à la définition de la science intégrative supérieure qu'est la Taxonomie.

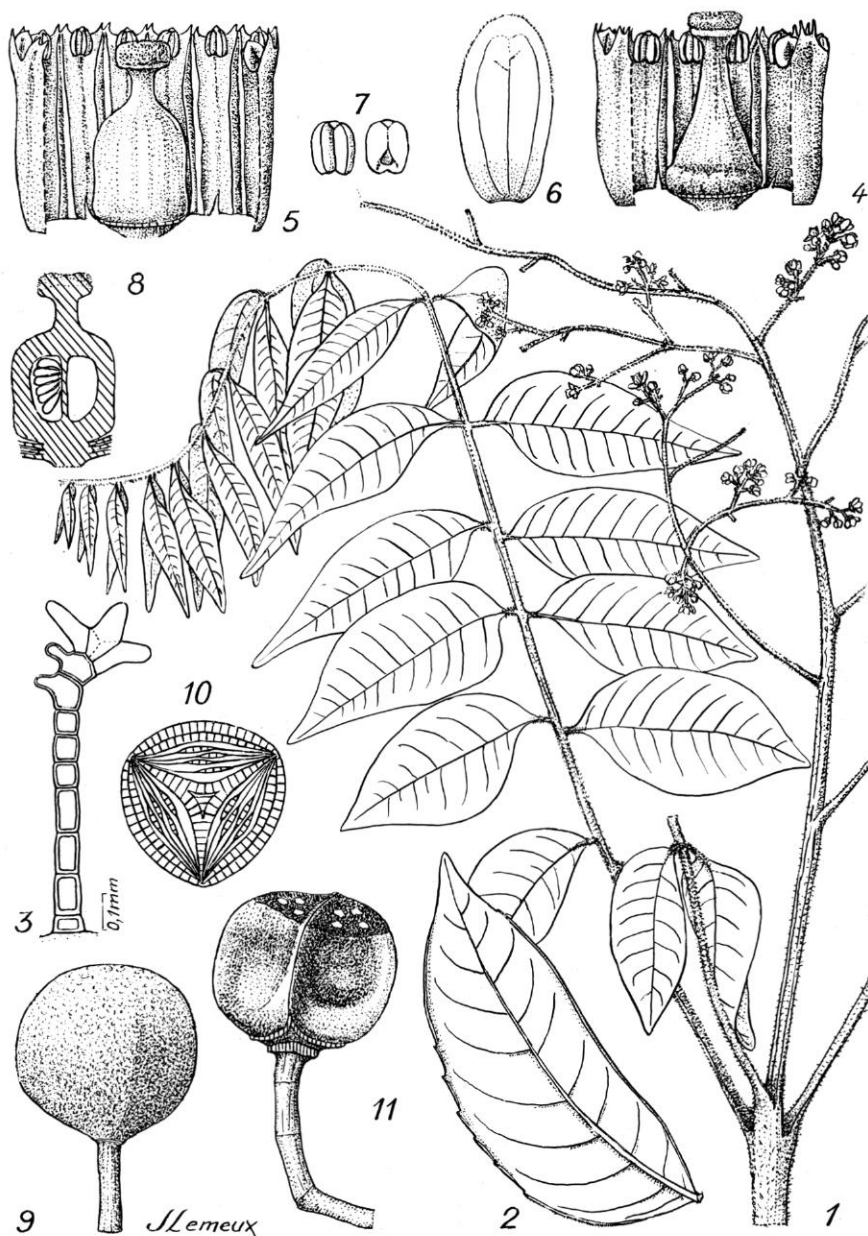
La Taxonomie syncrétique, portée par essence vers la liaison des caractères, se prête mal à l'exposé analytique. Conventionnellement, je diviserai celui-ci en 6 parties : I, Présentation sommaire des genres en taxonomie classique; II, Les mécanismes de développement; III Écologie; IV, Hypothèses sur l'évolution; V, Taxonomie syncrétique des genres *Neobeguea* et *Capuronianthus*; VI, Mise en évidence d'un type d'organisation encore inconnu dans la famille.

I. — PRÉSENTATION DES GENRES. DESCRIPTION DE TROIS ESPÈCES NOUVELLES

KHAYA A. Juss. — Arbres à feuillage caduc. Feuilles paripennées, à folioles entières, glabres. Inflorescences en grands thyrses axillaires très ramifiés. Fleurs 4-5-mères, unisexuées¹. Calice 4-5-lobé, à lobes imbriqués ou soudés. Pétales 4-5, contortés. Tube staminal portant 8-10 anthères ou anthérides. Disque bien développé dans les fleurs ♂. Ovaire 4-5-loculaire, 12-16 (-18) ovules par loge. Style largement capité en disque recouvert de papilles stigmatiques. Fruit : capsule érigée, plus ou moins globuleuse, ligneuse, septifrage, s'ouvrant en 4-5 valves du sommet, à valves restant jointes à la base, à grosse columelle ligneuse, 4-5-gone. Graines 8-10 par loge, étroitement ailées tout autour, à albumen mince. Embryon à cotylédons collatéraux, radicule légèrement exserte. — 5-6 espèces africano-malgaches, très proches l'une de l'autre et ne formant guère qu'une super-espèce. Le *Khaya* est un genre très proche du *Swietenia* Jacq., genre de la forêt dense humide d'Amérique tropicale réduit lui aussi à une super-espèce *S. mahagoni* (L.) Jacq.; il est également apparenté aussi au *Soymida* A. Juss., grand arbre très rameux du sud de l'Inde et de Ceylan, également monospécifique (*S. febrifuga* (Roxb.) J. Juss.). Le *Soymida* présente deux caractères d'un intérêt particulier : les valves de la capsule se séparent en deux couches, comme chez le *Swietenia*, l'inflorescence est terminale (ou, d'après PENNINGTON & STYLES, axillaire), caractères qui se retrouvent chez le *Neobeguea*.

NEOBEGUEA Leroy (7, 10). — Arbres à feuillage caduc. Feuilles paripennées, à folioles dentées ou subentières. Inflorescences terminales ou, chez une espèce, terminales et axillaires. Fleurs 4-mères, unisexuées. Calice gamosépale 4-lobé. Pétales 4, contortés. Tube staminal portant 8-10 anthères ou anthérides. Disque bien développé dans les fleurs ♂. Ovaire 3-loculaire, à 4-6 ovules par loge. Style capité en disque stigmatique. Fruit : capsule

1. Les genres *Khaya*, *Neobeguea*, *Capuronianthus*, *Xylocarpus* et *Carapa* sont, d'après PENNINGTON & STYLES, à fleurs unisexuées.



Pl. 1. — *Neobeguea ankaranensis* : 1, rameau florifère $\times 2/3$; 2, foliole $\times 2/3$; 3, poil sur rameau; 4, fleur σ ? après retrait du périanthe $\times 12$; 5, fleur φ ? après retrait du périanthe $\times 12$; 6, pétale $\times 8$; 7, anthère $\times 20$; 8, coupe schématique du pistil; 9, fruit $\times 2/3$; 10, coupe schématique dans un fruit; 11, columelle du fruit $\times 2/3$ (1, 3, 6269-SF; 2, 9, 3043-SF; 4, 5, 6, 7, 8 (spécimen non noté), 10, 11, 6186-SF).

érigée \pm trigone, 3-valvaire, ligneuse, septifrage, à valves s'ouvrant du sommet et se détachant isolément et en deux couches. Columelle ligneuse, trigone, avec cicatrices des graines au sommet. Graines 3-4 par loge, à aile périphérique large; albumen mince. Embryon à cotylédons collatéraux, chiffonnés, séparables, à radicule à peine exserte.

Genre endémique de Madagascar composé de 3 espèces bien définies, (Pl. 10). Récolté dès 1841, par PERVILLÉ dans l'Ambongo, puis par PERRIER et par de nombreux prospecteurs, le *Neobeguea mahafaliensis*, Andy ou Bemahova, était considéré comme un *Khaya*. C'est à PERRIER que l'on doit la première récolte du *N. leandriana*: un échantillon en fleurs du Tsingy de Bemaraha (1911). Quant à la 3^e espèce, *N. ankaranensis*, (Pl. 1, 7, 10), le *gavoala* des Malgaches, elle n'a été découverte que récemment (CAPURON, 1951, plateau calcaire de l'Ankarana).

***Neobeguea leandriana* Leroy, sp. nov.**

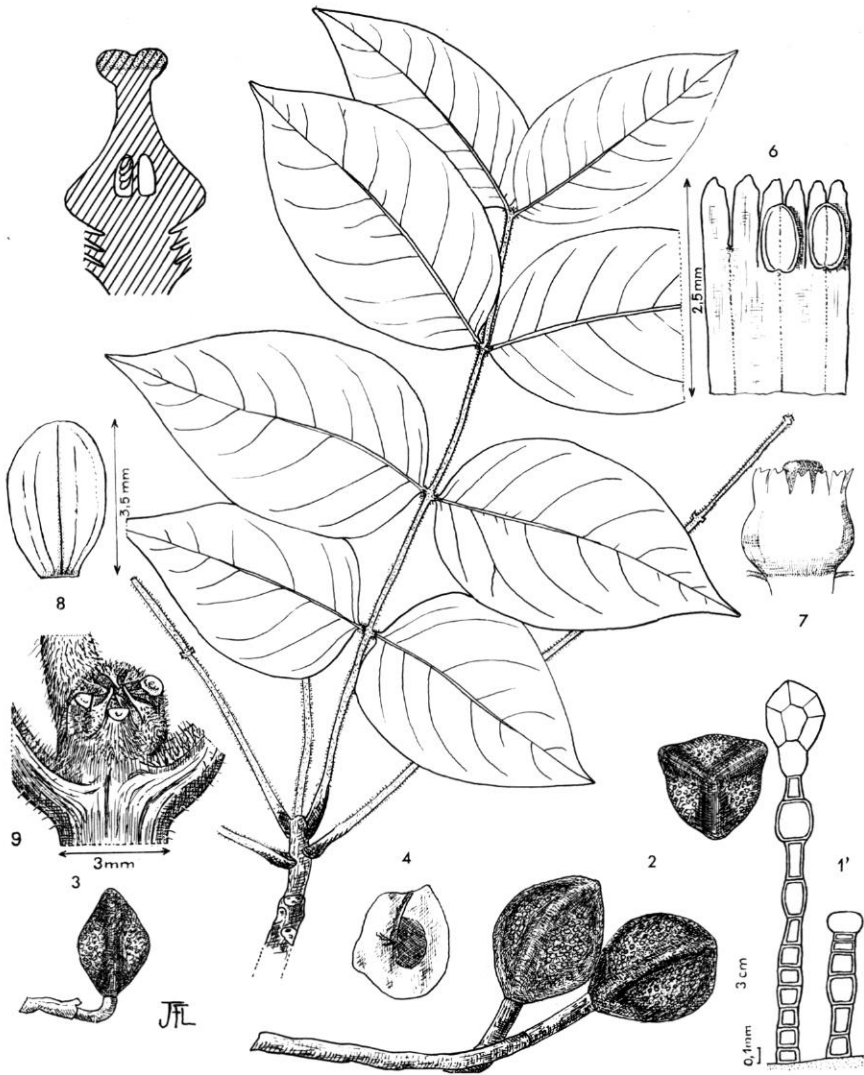
Arbor mediocris v. magna. Rami veteres robusti glabri, lenticellis et foliorum cicatricibus ornati, longitudinaliter striati. Ramuli novelli haud visi. Gemmae perulis scariosis tectae. Folia adulta rachi tereti, basi dilatata, 10-20 cm longa, c. 1,5 mm crassa, pilis glandulosis minutis instructa, 4-8 foliolis 4-9 cm longis, 3-4 cm latis, breviter petiolulatis; foliola opposita v. subopposita, ovata v. ovato-elliptica, satis v. paulo asymmetrica, basi obtusa v. subrotundata, apice acuta v. acuminata, subintegra, supra glabra, subtus secus nervos et venas pilis glandulosis instructa; nervi laterales graciles utrinque 5-9 adscendentes, curvati, subtus satis prominentes; petiolulus satis tomentosus, supra paullo canaliculatus, 0,5-2 mm longus. Inflorescentiae thyrsoides, terminales v. axillares, e ramulis veteribus prodeuntibus, pilis glandulosis albis minutis instructae; axis primarius 10-20 cm longus; axes secundarii plus minusve rectangularii, glomeruli cymosis terminati. Bractae oblongae, caducae. Flores unisexuales, 3-4 cm longi, in sicco rubescentes; calyx 4-lobus; petala 4 concavo-cucullata; stamina 8; tubus stamineus c. 2,5 mm altus, urceolatus infloribus σ , 16-lobatus; antherae 8, vix oblongae, 0,7 mm longae, steriles in floribus σ , inclusae. Discus crassissimus in floribus σ , obsoletus in σ . Ovarium σ subconicum, 2,5 mm altum, 2-3-loculare, in quoque loculo 4-ovulatum. Capsula trigona, c. 3 cm diametro. Semina adulta in quoque loculo 2-4. — Pl. 2, 7, 10.

TYPE : *Leandri* 2127, Antsingy, vers Ambodiriana, E d'Antsalova, alt. 100-150 m, 11.12.1952, fr. (holo-, P; iso-, P, TAN).

AUTRE MATÉRIEL : OUEST : *Perrier* 5895, Tsingy du Bemaraha, bois rocailleux calcaires, arbuste de 3-4 m, juill. 1911, fl.; *Perrier* 1551, Ambongo, bois rocailleux, calcaires, arbre de 10-20 m, juill. 1903, fl.; *Perrier* 17941, calcaires éocènes près de Majunga, arbre de 10-15 m, mai 1927, fl., fr.; *Decary* 15689, Rés. Nat. 8, Namoroka, Dist. Soalala, 15.9.1940, jeunes fr.; 6278-RN, Rés. Nat. 8, dans les rochers, 17.6.1954, n. vern. *voatangena*, fl.; 6132-RN, Rés. Nat. 8, mars 1954, fr.; 18028-SF, Antsingy, grand arbre, 9.7.1957, fl.

***Neobeguea mahafaliensis* Leroy, sp. nov.**

Arbor mediocris v. parva v. arbuscula, 5-12 m alta, plerumque omnino glabra. Ramuli cortice griseo v. subrubro, sparse lenticellis instructi. Ramuli novelli pilis glandulosis minutissimis instructi. Folia adulta 12-20 cm longa, glaberrima, rachi petiolulisque interdum leviter pubescentibus, foliolis 10-18, saepissime 14, 2-5 cm longis, 1-2 cm latis, ovatis, longe asymmetricis, basi obtusis, apice longe acuto-attenuatis, dentatis, dentibus inaequalibus, in sicco plus minusve uncinatis v. spinosis, hinc 7-13, hinc 1-3 nervis lateralibus utrinque tenuibus vix prominulis, ad apicem parum arcuatis, propter marginem obscure conjunctis, hinc 5-8, hinc 3-4, petiolulis gracilibus 1 cm longis raro brevissimis (2-3 mm). Inflorescentiae



Pl. 2. — *Neobegonia leandriana* : 1, rameau stérile $\times 2/3$; 2, 3, fruits et graines $\times 2/3$; 4, graine $\times 2/3$; 5, coupe schématique d'une fleur après retrait du péricarpe et de la couronne staminale; 6, 7, couronne staminale vue de l'intérieur et de l'extérieur; 8, pétale; 9, bourgeon végétatif terminal (1, 3, *Léandri* 2127; 2, 4, 9, *RN* 6132).

thyrsoides in ramulis novellis terminales, breves, 3-5 cm longæ, floribus in cymulas 3-floræ dispositis; bractæ minutæ, oblongæ, sublineares, glabræ. Flores unisexuales, 3-4 mm longi, glabri, viridi-lutei; calyx minutus, fere 1 mm longus utrinque glaber v. subglaber; petala 4 subæqualia, cucullata, 3-4 mm longa, fere 2 mm lata, oblongo-elliptica, glabra, stamina 8; tubus stamineus 2-3 mm altus, in floribus ♂ urceolatus, profunde 8-lobatus, lobis truncatis concavis; antheræ 8, oblongæ, submucronulatæ, glabræ, inclusæ, 0,8 mm longæ. Discus in floribus ♂ valde crassus, in floribus ♀ obsoletus. Ovarium globoso-ovoideum, 2-3 mm longum, 3-loculare (raro 2- v. 4-loculare), in quoque loculo 4-ovulatum. Capsula trigona v. subglobosa, 2-3 cm diam., trivalvis (raro 2- v. 4-valvis). Semina matura in quoque loculo 2-4, superposita. — Pl. 3, 4, 7, 8, 10.

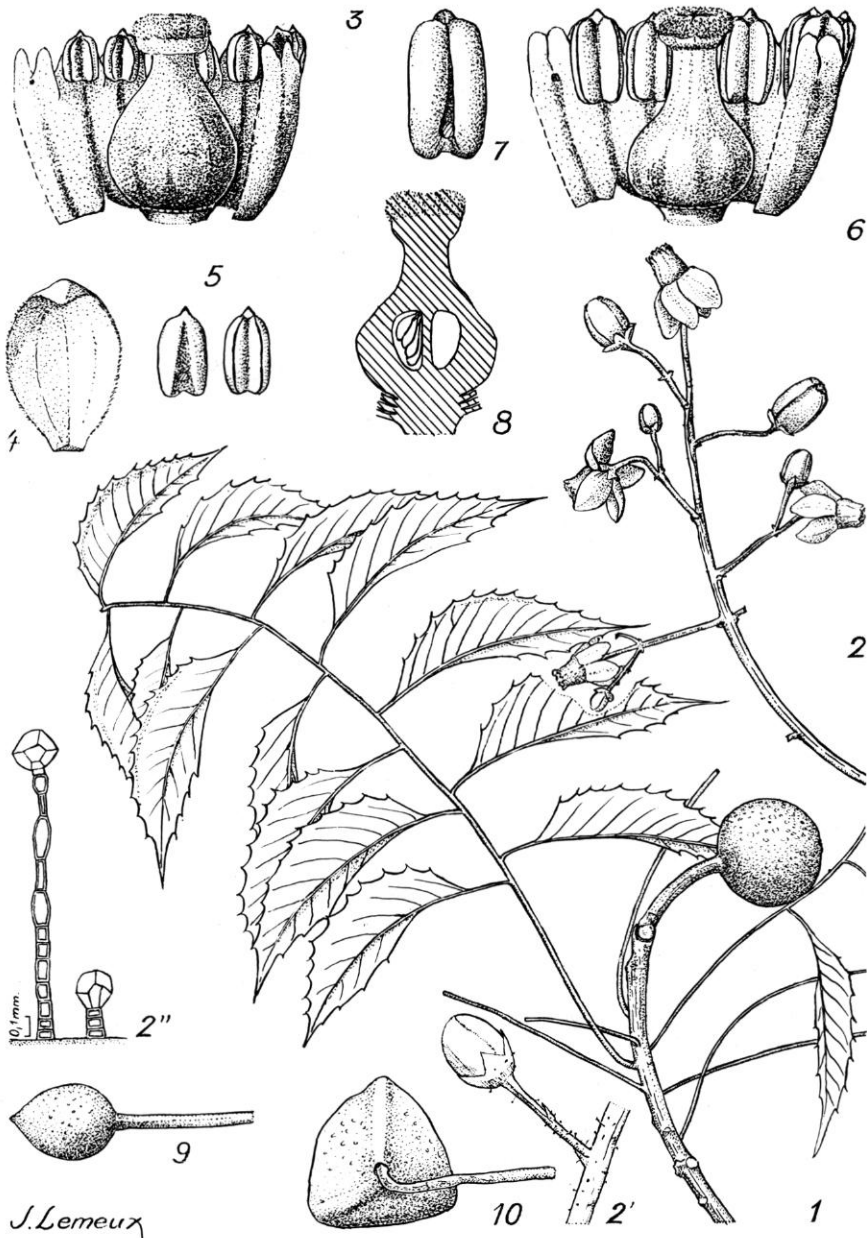
TYPE : *Humbert 20238* (fr., graines), lac Tsimanampetsotsa (côte sud-ouest); *handy* en mahafaly (holo-, P; iso-, P, TAN).

AUTRE MATÉRIEL : OUEST : *Humbert 2504*, delta du Fiherenana; *Humbert 20052* environs de Manombo (sud-ouest), forêt d'Isono (sables roux), alt. 80-150 m; *Capuron 27935-SF*, route de Manombo, N du Fiherenana; *Leandri 2242, 4009*; *Bosser 15866*; *Decary 18206*; *Humbert 20226 ter, 20238*; *Perrier 19163*, lac Tsimanampetsotsa (sud-ouest); *Capuron 7185-SF*, Andoharano, Belo sur Tsiribihina; *Capuron 5908-SF, 5917-SF*, Kinlo, route de Tuléar-St Augustin; *Humbert 14388 bis*; *10496-SF, 14282-SF, 4977-SF*, colline de la Table; *Capuron 1500-SF*, Tananarive-Tuléar; *Capuron 12259-SF*, Sakaraha-Tuléar; *Capuron 4276-SF*, Bevilany-Ranopito, Fort-Dauphin; *Capuron 4438-SF*, Namolory-Antanimory, Fort-Dauphin; *Bosser 4021*, Ifotaka (sud); *Capuron 28275-SF*, haut bassin de la Menarahaka, Est d'Ihosi; *Capuron 23530-SF*; *J. H. McWhirter 244*, bassin de la haute Menarahaka, d'Ihosi à Iakora, vers 700 m alt.; *Humbert 29533*, estuaire de l'Onilahy; *Capuron 10676-SF*, Amberery-Antsalova; *Capuron 6871-SF*, Menabe, forêt sur sables au NW de Besara, dist. d'Antsalova, *Capuron 3613-SF*, Ambovongidro, dist. de Soalala; *Pervillé 624*, Ambongo; *Capuron 18852-SF*, forêt d'Ambondro-Ampasy, canton d'Antonibe, dist. d'Analalava; *Capuron 9437-RN*, Analalava, dist. d'Amboasary; *Capuron 28313-SF*, Est d'Amboasary; *Capuron 11189-SF*, Ambondro-Morondava; *Capuron 3955-SF*, Misokitra-Befasy-Morondava; *Capuron 14870-SF*, Analavo-Morondava; *Capuron 7738-SF*, Sakave-Antanimora, Androy; *Decary 9341*, Beteny, gneiss à la limite NE de l'Androy; *Perrier 5887*, bois de la mer entre le Manambola et la Soahana; *Peltier 1399*, sud d'Ambatoveve, dist. de Betioky; *Capuron 3847-SF*, Betsako-Ankasoabo; *Humbert 11295*, vallée du Mangoky et de l'Isakaina, environs de Beroroha; *Decary 9641*, Sianamaro ouest d'Ambovombe; *Perrier 5930*, Plateau Mahafaly; *Capuron 12661-SF*, Ambohitelaby-Tuléar; *Leandri 2242*, forêts côtières de Besaraha.

CAPURONIANTHUS Leroy (8). — Arbres à feuillage persistant. Feuilles décussées, paripennées. Inflorescences en racèmes ou panicules axillaires. Fleurs unisexuées¹. Calice à 4 lobes imbriqués. Pétales 4, généralement contortés. Tube staminal portant 8 anthères (ou anthérides). Disque bien représenté dans les fleurs ♂. Ovaire 2-4-loculaire à 2 ovules bien développés par loge, et deux vestigiaux. Style très court, avec une tête stigmatique réduite. Fruit : capsule 2-4-valvaire, à 0-1-2 graines par valve; épicarpe indéhiscent, endocarpe septifrage. Graines non ailées, à tégument (sarcotesta) liégeux, superposées ou collatérales. Embryon exalbuminé, à cotylédons soudés, à radicule supère.

Genre composé de deux espèces, endémique à Madagascar, extrêmement isolé sur le plan morphologique, et ayant une aire bipolaire; on le

1. Les fleurs ♂ sont beaucoup plus nombreuses que les fleurs ♀ et, sur le plan morphologique, elles se distinguent à peine; simplement le disque est plus important, l'ovaire moins développé, et, bien entendu, les anthères fertiles.



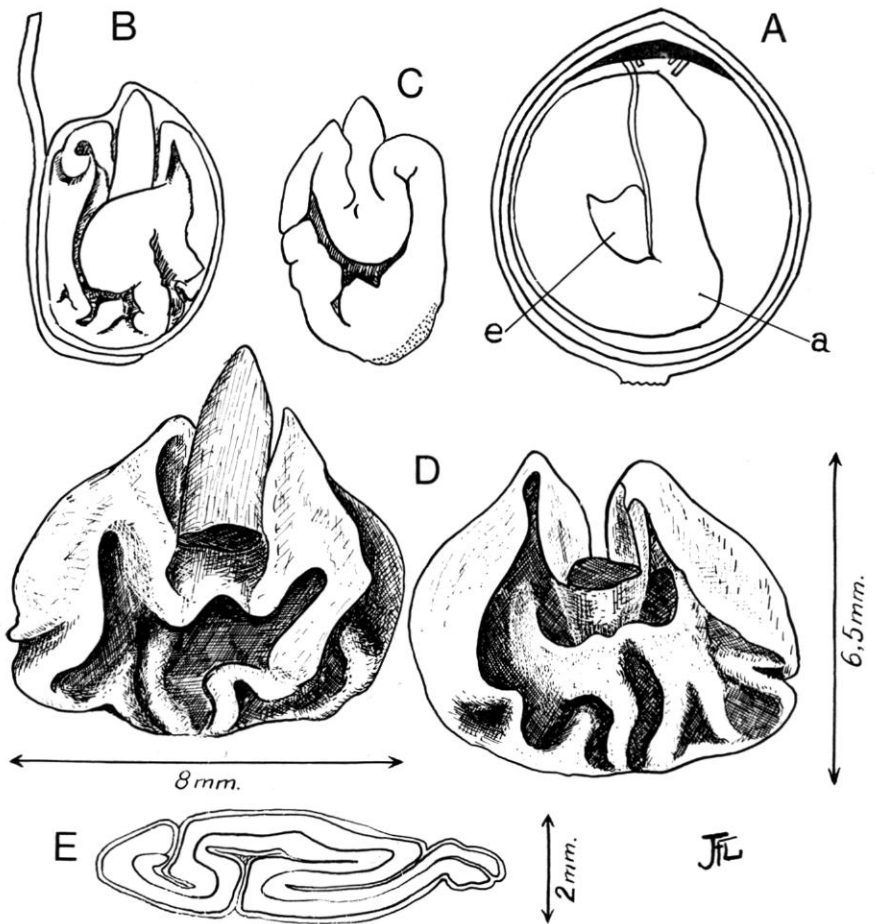
J. Lemeux

Pl. 3. — *Neobegonia mahafaliensis* : 1, rameau avec fruit $\times 2/3$; 2, inflorescence $\times 2$; 2', bouton floral en place $\times 6$; 2'', poils; 3, fleur φ ? après retrait du péricarpe $\times 12$; 4, 5, pétale $\times 8$ et anthères $\times 20$; 6, fleur σ ? après retrait du péricarpe $\times 12$; 7, anthère $\times 20$; 8, coupe schématique du pistil $\times 12$; 9, 10, fruit immature et fruit adulte $\times 2/3$ (2, 8, 28275-SF; 2', 2'', 11189-SF; 9, 10, 2242-SF).

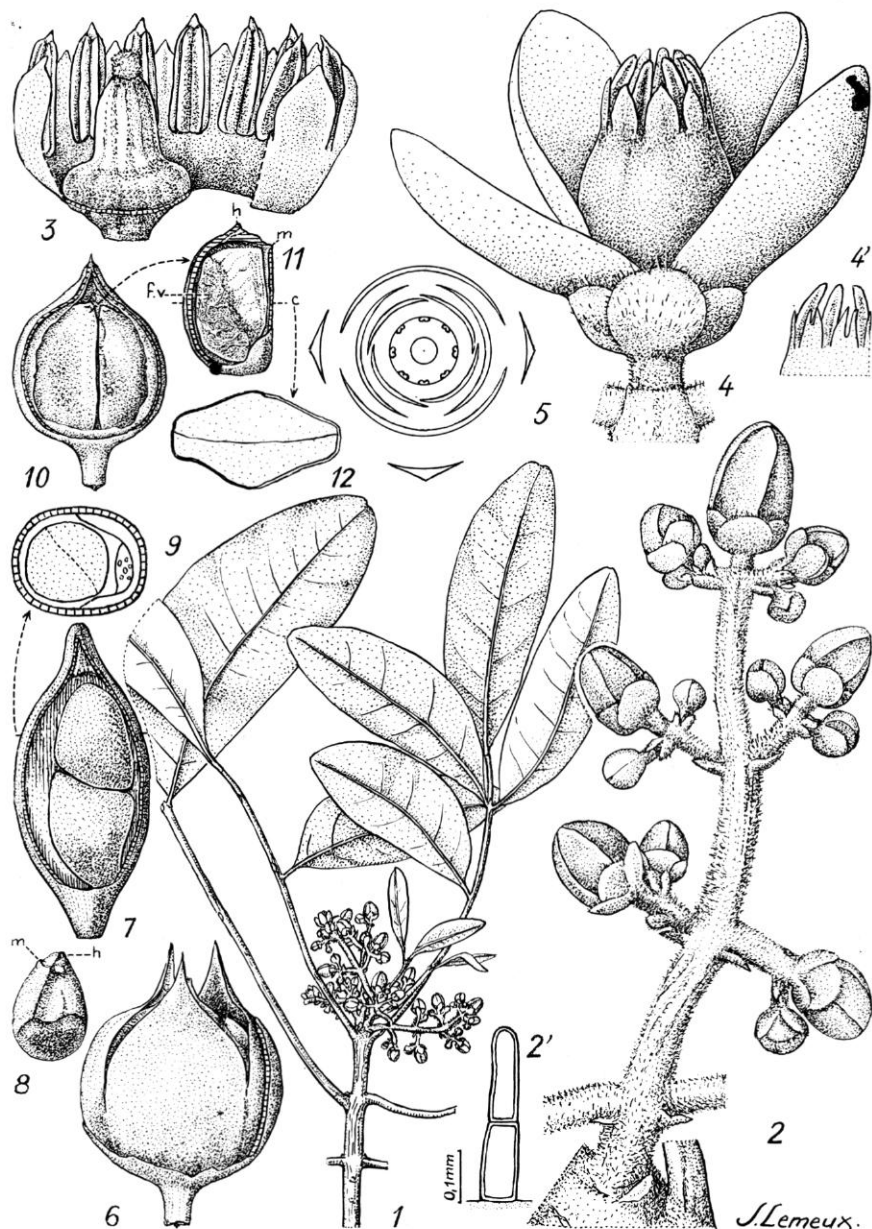
trouve d'une part dans les fourrés du Sud-Sud-Ouest (*C. mahafaliensis*. Pl. 5, 8, 10) d'autre part dans le Nord-Est autour de Vohémar (*C. vohemarensis*).

Capuronianthus vohemarensis Leroy, *sp. nov.*

Arbor mediocris v. excelsa (ad 20 m alta, 0,50 m-0,60 m in diametro), cortice squamato, ramis ramulisque robustis, glabris. Innovationes primum pubescentes deinde glabrescentes, postremo glabris; inflorescentiis in axillas foliorum inferiorum saepe bracteiformium, caducorum, nascentibus. Folia adulta paripinnata 2-6-juga, petiolo 2-3 cm longo; foliola coriacea, opposita, oblonga, maxime inæqualia usque subdimidiata, apice acuta, basi hinc



Pl. 4. — *Neobeguea mahafaliensis*, étude du fruit : A, schéma d'une loge après retrait de 3 des 4 graines (noter l'ampleur de l'aile séminale a et l'emplacement de l'embryon e); B, C, embryon vu des côtés abaxial et adaxial; D, embryon partagé en deux et vu de l'intérieur; E, coupe schématique de l'embryon dans le tégument (10676-SF).



Pl. 5. — *Capuronianthus mahafaliensis* : 1, rameau florifère $\times 2/3$; 2, inflorescence $\times 2$; 2' poils sur rameau; 3, bouton floral après retrait du péricarpe (fl. 3?); 4, fleur complète $\times 8$; 4' détail de la couronne staminale; 5, diagramme de la fleur; 6, fruit à 3 loges, après retrait partiel de l'épicarpe, déhiscence de l'endocarpe en 3 valves $\times 1$; 7, fruit avec graines en place dans une loge $\times 1$; 8, graine dont on voit le micropyle (m) et le hile (h); 9, coupe dans le fruit 7 montrant les deux loges dont une vide; 10, fruit avec graines en place $\times 1$; 11, graine en place, vue latéralement, sur laquelle ont été représentés les faisceaux vasculaires (f.v.); 12, coupe dans la graine 11 (1-2', 8441-SF; 3-5, 10687-SF; 6-12, récoltes près Tuléar par F. CHAUSSET).

acuta, illinc obtusa, 5-10 cm longa, 2-4 cm lata, petiolulo 0,5 cm longo, nervis secundariis hinc 11-12, illinc 7-8. Paniculae elongatae, foliorum adulti rhachim aequantes, ramosae, longe pedunculatae, bracteis bracteolisque glabris, ciliolatis; panicularum cymae adultae subglabrae, 4-5-plo dichotomae. Flores pedicello glabro, 1 mm longo; sepala 4 imbricata, glabra, ciliolata, 1 mm longa, 1 mm lata; petala, in aestivatione contorta, interdum imbricata, oblongo-elliptica, navicularia, apice rotundata, basi acuto-cuneata, glabra, disjuncta, 4 mm longa; tubus stamineus ovoideus glaber, 8-laciniatus, 3 mm longus, laciniis bifidis, longitudine $1/5$ tubi aequantibus; antherae 1 mm longae, sessiles; gynophorum basi contractum, apice discoideum; ovarium 2-4-loculare, glabrum, basi latum, plus minusve conicum, stylo brevissimo, stigmate leviter peltato. Fructus oblongo-pyriformis, apice apiculatus, 4-5,5 cm altus, 2,5-3,5 cm in diam., non nisi ad apicem septifragus, endocarpio omnino septifrago, dissepimentis membranaceis, 2-8-spermus; calyx et pedunculus ad maturitatem fructus persistentes; semina angulosa, testa crassa, dura; embryo crassus, cotyledonibus oblongo-rotundatis, inaequalibus, conferruminatis, 1,8 cm longis, 1,2 cm latis, radícula inclusa. — Pl. 6, 10.

TYPE : *Capuron 27320-SF*, vestige de forêt entre Belinta et Ambatrabe, au NW de Vohémar, S de Mantialaka, 10-18.12.1966, fl. (holo-, P; iso-, P, TAN).

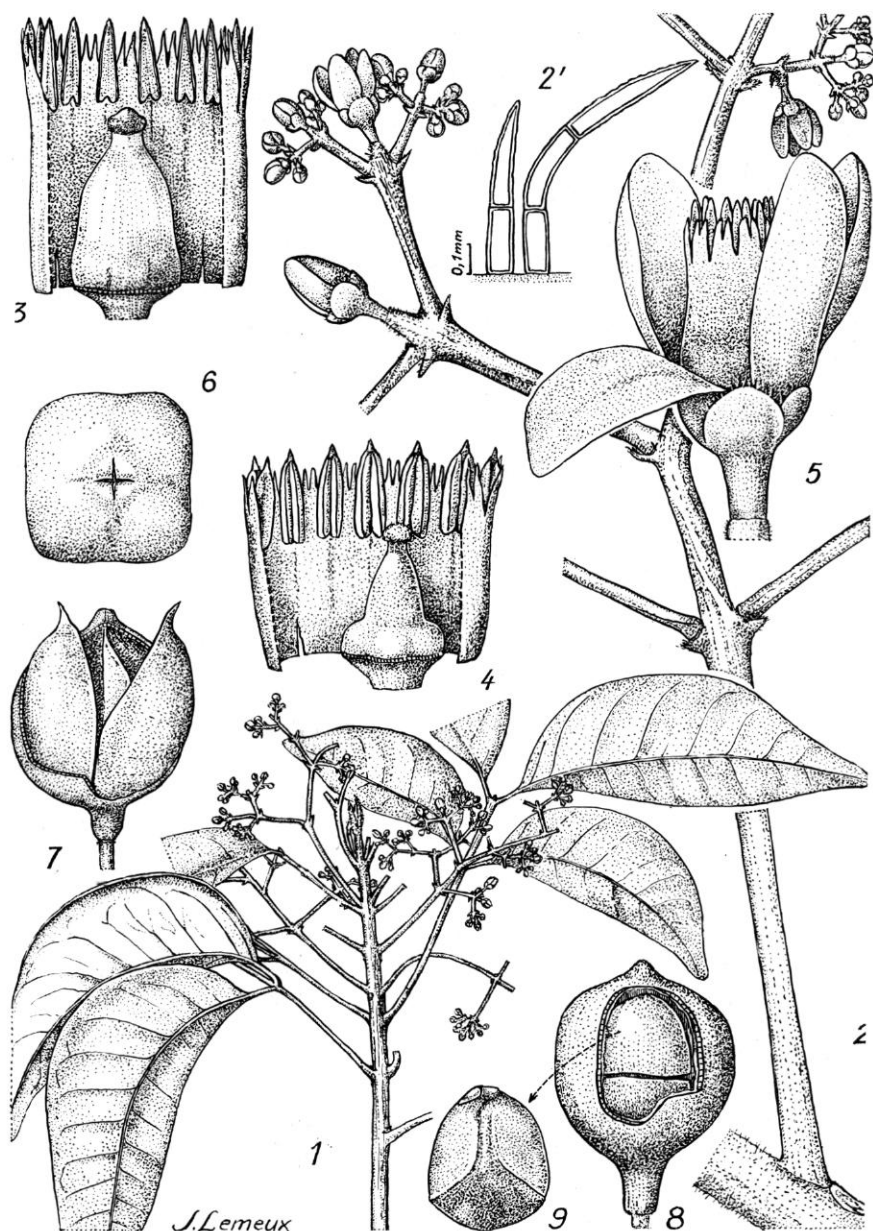
AUTRE MATÉRIEL : EST (N) : *Capuron 27258-SF*¹, pentes dominant le Lac Vert au S de Vohémar, 12.12.1966, fl.; *Capuron 27493-SF*, vestiges forestiers dominant la rive ouest du Lac Vert, 10.3.1967, fr.; *Capuron 27475-SF*, forêt littorale sur sables au S de Vohémar, 13.23.1967 (échantillons non vus). — OUEST (N) : *Capuron 24852 bis-SF*, vestiges de forêt entre Belinta et Ambatrabe, 14.10.1966, fr.; *Capuron 24508-SF*, forêt de Sahafary, bassin de la Saharenena, sur sables, 7.2.1966, fr.

La première récolte du *Capuronianthus* remonte à 1951, et ce n'est qu'en 1966 que cette deuxième espèce fut récoltée. Il est assez surprenant que de beaux arbres présents dans les vestiges forestiers bordant une route asphaltée aux environs de Tuléar et de Diégo-Suarez n'aient jamais été remarqués auparavant, mais l'événement vaut d'être noté, car il montre à quel point il est erroné de supposer presque terminé l'inventaire de la flore malgache. Les deux espèces sont des essences à bois très dur utilisé en charpenterie, à écorce odorifère bien connue en pharmacopée malgache.

Le *Capuronianthus vohemarensis* est très étroitement apparenté au *C. mahafaliensis* (Pl. 5) dont il semble se distinguer cependant par un ensemble de caractères : l'inflorescence du *C. vohemarensis* est beaucoup plus développée (c'est une panicule de cymes souvent 4 fois dichotomisées, chez le *C. mahafaliensis* l'inflorescence est une panicule de cymes simples) le tube staminal est à dents généralement subdivisées une fois, le pédicelle est plus long, certaines parties de l'inflorescence sont finement poilues, les feuilles sont plus grandes, et généralement aiguës au sommet, les fruits souvent 4-loculaires sont plus gros, et peuvent contenir parfois 7-8 graines. On peut aussi le considérer comme une simple sous-espèce. C'est un arbre de bonne taille à feuilles persistantes, à écorce platanoïde (Pl. 6) qui vit dans la partie la moins sèche du domaine de l'Ouest. L'adaptation du *Capuronianthus* à la sécheresse ne semble pas avoir entraîné de profondes modifications morphologiques.

Le genre a été établi (8) d'après l'espèce du Sud, *C. mahafaliensis*,

1. Numéro illustré dans PENNINGTON & STYLES sous le nom de *C. mahafaliensis* Leroy.



Pl. 6. — *Capuronianthus vohemarensis* : 1, rameau florifère $\times 2/3$; 2, inflorescence $\times 4$; 2', poil sur rameau; 3, fleur φ ? androcée et gynécée $\times 12$; 4, fleur σ ? androcée et gynécée $\times 12$; 5, fleur complète $\times 8$; 6, fruit vu du dessus (noter la déhiscence sommitale) $\times 2/3$; 7, fruit dont une partie du péricarpe a été retiré, on voit l'endocarpe déhiscent $\times 2/3$; 8, fruit, une loge est à 2 graines superposées $\times 2/3$; 9, graine $\times 1$ (1, 2, 2', 5, 27320-SF; 3-4, 27258-SF; 6-7, 24508-SF; 8-9, 27494-SF).

laquelle est représentée dans les collections du Muséum par les numéros suivants : *Capuron 10687-SF*, Ranomainty-Androy, 16.9.1954, fl., *vazoa* ; *Capuron 10850-SF*, route entre Ranomainty et Amboasary, Androy, 1.10.1954, fl. ; *Capuron 8487-SF*, bush entre le Mandrare et Bevilany, environs du village de Ranomainty, 23.9.1953, fl. ; *Capuron 11877-SF*, bassin de la Basse Menarandra, plateaux et vallons sur calcaires éocènes au N de Bevoalavo, f. ; *Capuron 5855-SF*, P.K. 60 route Tuléar-Sakaraha, 10.11.1952, fr. ; *35-R-191-SF*, route Tuléar-Tama, 55 km de Tuléar, 23.10.1951, f., *mantrake* ; *Capuron 8441-SF*, forêt entre les P.K. 50-60, route Tuléar-Sakaraha, fl. ; *Capuron 15469-SF*, Andranohinaly à 300 m alt., route Tuléar-Tananarive, sur calcaires éocènes, *vazoa* (antandroy, mahafaly), *tsifolahy* (bara), fr.

J'avais proposé de considérer le *Capuronianthus* comme le type d'une tribu spéciale : les *Capuroniantheæ*. PENNINGTON & STYLES, allant plus loin, ont élevé la tribu au rang de sous-famille : les *Capuronianthoideæ*. Il y a de solides arguments pour l'une ou l'autre option, mais je crois cependant que la création d'une sous-famille oblitère les liens qui me paraissent exister entre les *Xylocarpeæ* et le *Capuronianthus*, taxons que j'avais juxtaposés en élevant le second au rang de tribu, dans la sous-famille des *Carapoideæ* (= *Xylocarpoideæ*). PENNINGTON & STYLES, tout en reconnaissant ces liens, considèrent que les *Xylocarpeæ* sont plus proches des *Swietenieæ* que du *Capuronianthus* : affaire plutôt subjective que, sans doute, il est prématuré de vouloir résoudre.

Dans la fondation de leur sous-famille des *Capuronianthoideæ*, PENNINGTON & STYLES mettent en avant plusieurs caractères différentiels pour établir la coupure entre le *Capuronianthus* et les *Swietenioideæ* où ils placent les *Xylocarpeæ* :

1) Chez le *Capuronianthus* les bourgeons seraient nus (buds naked) alors qu'ils sont protégés par des écailles chez le *Carapa*, le *Xylocarpus* et toutes les *Swietenioideæ*. Je ne crois pas que ce caractère ait quelque poids au niveau des sous-familles. A la vérité, nous le verrons, ce sont les mécanismes de développement qui sont absolument différents. Aucune coupure essentielle entre les deux types de bourgeons.

2) La décussation des feuilles. — C'est peut-être, comme le pensent PENNINGTON & STYLES, un caractère taxonomique majeur : on ne la retrouve en effet nulle part dans les *Swietenieæ*, ni dans les *Xylocarpeæ*. Il sera reconsidéré plus loin.

3) Le style faiblement capité, alors qu'il est discoïde dans les *Swietenieæ* et les *Xylocarpeæ*. Ce caractère aussi est important et bien établi, mais il est cependant assez variable à l'intérieur même des *Swietenioideæ*, où le *Chukrasia* est à style capité, parfois même à l'intérieur d'un même genre (*Lovoa*).

4) Les loges à 2 ovules normaux et à 1-2 ovules vestigiaux, alors qu'elles sont multi-ovulées chez les *Swietenieæ* et les *Xylocarpeæ* ; les *Melioidæ* (déhiscence loculicide ou fruits indéhiscents, loges 2-ovulées) étant écartées.

En fait, le *Xylocarpus* avec son ovaire 4-loculaire à loges \pm 4-ovulées est exactement du même type que le *Capuronianthus* où l'ovaire est 2-4-loculaire à loges ancestralement 4-ovulées. — Pl. 8.

5) La superposition des ovules qui sont 2-sériés chez les *Swietenia* et les *Xylocarpus*. Il n'est pas exact qu'ils soient superposés. En fait il n'y a, à cet égard, aucune différence essentielle : les ovules chez le *Capuronianthus*, comme chez les *Swietenia* et les *Xylocarpus* sont 2-sériés; les graines sont superposées ou collatérales.

EN RÉSUMÉ, le *Capuronianthus* est à fruits capsulaires à *déhiscence septifrage partielle*, à *columelle mince*, à *graines liégeuses, non-ailées, exalbuminées* : autant de caractères des *Xylocarpus* (un seul étant partagé par les *Swietenia* : la déhiscence septifrage). De plus, les *Swietenia*, soit 9 genres, sont intégralement composées d'espèces à feuillage caduc. Le *Capuronianthus*, comme les *Xylocarpus*, est à feuillage persistant : caractère lié à l'adaptation et aux mécanismes de développement. Il n'y a peut-être, en fin de compte, qu'un caractère essentiel séparant le *Capuronianthus* des *Xylocarpus* : la décussation des feuilles.

Quel que soit le degré d'incertitude attaché aux hypothèses classificatoires — et j'ai reconnu que la mienne était assez hardie — je retiendrai ici l'apparement certain des deux groupes : *Capuroniantheae* ou *Capuronianthoideae* d'une part, *Xylocarpeae* d'autre part.

XYLOCARPUS Koen. — Arbres à feuillage persistant. Feuilles paripennées. Inflorescences en thyrses terminaux. Fleurs unisexuées. Calice gamosépale 4-lobé. Pétales 4. Tube staminal portant 8 anthères ou anthérides. Disque important. Ovaire 4-loculaire à 3-4 ovules par loge. Style à tête discoïde. Fruit : capsule septifrage, s'ouvrant en 4 valves, à columelle très mince. Graines 2-4 par loge, grandes, liégeuses, non-ailées, exalbuminées. Embryon à cotylédons fusionnés. — Pl. 7, 8.

Genre dont les deux espèces, *X. obovata* et *X. granatum*, présentes à Madagascar, habitent les mangroves de l'Océan Indien.

CARAPA Aublet — Très grands arbres à feuillage persistant, à feuilles paripennées, de l'Afrique et de l'Amérique tropicales. Le genre de 2-3 espèces se distingue du *Xylocarpus* notamment par les grandes feuilles à 6-12 paires de folioles, le calice à 4-5 sépales imbriqués, l'ovaire à 3-8 ovules par loge, les graines à tégument ligneux, les adaptations (aucune espèce de mangrove), la distribution géographique (atlantique). — Pl. 7, 8.

II. — MÉCANISMES DE DÉVELOPPEMENT DANS LES GENRES *CARAPA*, *XYLOCARPUS*, *CAPURONIANTHUS*, *KHAYA*, *NEOBEGUEA*

Pour PENNINGTON & STYLES, tous ces genres, à l'exception du dernier, sont strictement à inflorescences axillaires : racèmes ou panicules chez le *Capuronianthus*, thyrses chez le *Carapa*, le *Xylocarpus*, le *Khaya*. Le *Neobeguea* est à groupes de thyrses terminaux ou sur de courtes pousses latérales.

Ces résultats, consignés dans une étude par ailleurs magistrale, sont particulièrement révélateurs des immenses dangers de l'empirisme, prôné et pratiqué cependant pour ses vertus d'objectivité.

CARAPA : voici quelques appréciations : Panicules axillaires (BENTHAM & HOOKER, 1867). Panicules axillaires cymeuses (OLIVER, 1868). Inflorescences axillaires ou terminales (BAILLON, 1874). Inflorescences axillaires en très grandes panicules apparaissant au sommet des rameaux (STANER & GILBERT, 1958). Fleurs... en thyrses axillaires très ramifiés multiflores (PENNINGTON & STYLES, 1975).

D'après l'examen empirique, les inflorescences du *Carapa* apparaissent en effet le plus souvent comme axillaires. Elles sont rassemblées, chacune à l'aisselle d'une bractée, au sommet des branches, lesquelles se terminent par un bouquet de bractées serré formant bourgeon. En fait ce bourgeon terminal n'est que l'extrémité bloquée de la grande inflorescence.

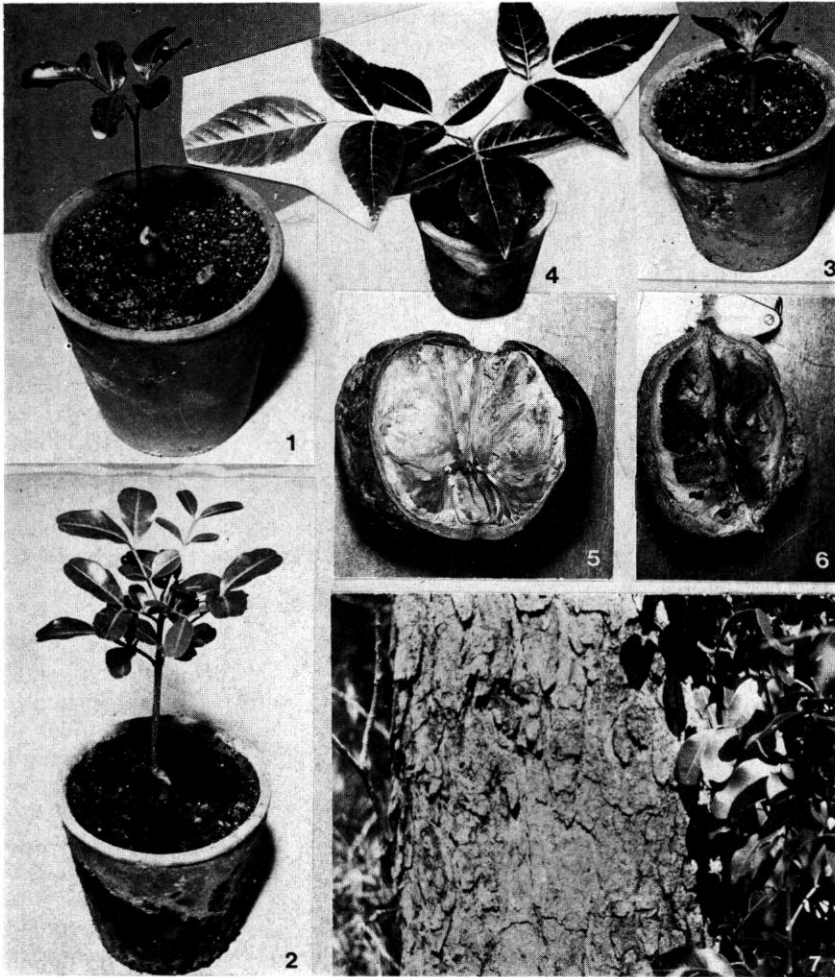
En classant le *Carapa guianensis* Aublet sous leur « modèle de Scarone », F. HALLÉ & OLDEMAN ont eu raison : « le tronc est un monopode à croissance rythmique — ce qui confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Les branches sont orthotropes à structure sympodiale. La floraison est apicale sur les éléments constitutifs de ces sympodes » (4).

XYLOCARPUS : l'axe en fleur est, pour l'observation empirique, terminé par un bourgeon d'écaillés au-dessous duquel se trouvent d'un côté une feuille adulte, de l'autre l'inflorescence. Dans cette organisation inhabituelle, on note d'une part qu'il n'y a qu'un seul bourgeon, alors que l'on est en droit d'en trouver deux : le bourgeon terminal et le bourgeon axillaire; on note d'autre part que l'inflorescence n'est sous-tendue par aucune bractée. Deux interprétations sont possibles :

1) l'inflorescence est extra-axillaire, par suite d'une croissance différentielle. Dans ce cas, et en contradiction avec les faits observés, la feuille-bractée supposée devrait être dépourvue de bourgeon axillaire, ce qui n'est pas le cas. De plus, on n'explique pas l'absence de bourgeon axillaire au niveau de la feuille supérieure.

2) l'inflorescence est terminale; le bourgeon apparemment terminal est axillaire, axillé par la dernière feuille formée avant l'inflorescence. C'est, de toute évidence, la bonne interprétation. Elle est d'ailleurs pleinement satisfaisante pour la cohérence de l'esprit puisque le *Xylocarpus* est à coup sûr un genre apparenté au *Carapa* (tribu des *Carapeæ* ou *Xylocarpeæ*.) Sans avoir fait d'observations sur le terrain, on peut penser que le *Xylocarpus* est constitué comme le *Carapa* : tronc monopode (?), branches sympodes (orthotropes?).

CAPURONIANTHUS : c'est un arbre pouvant atteindre 20-25 m à tronc et à branches monopodiaux, à inflorescences typiquement axillaires, donc, à cet égard, parfaitement distinct des *Xylocarpeæ*. Au moment de la floraison, il porte deux types de pousses. Immédiatement avant le déboure-



Pl. 7. — *Capuronianthus mahafaliensis* Leroy (cliché du 31.1.1959) : 1, plantule obtenue de graine récoltée le 15 mars 1955 et mise en germination en décembre 1958; germination cryptocotylaire, les 2 premières feuilles sont composées, paripennées, le pot a 8 cm de diamètre; tige épicotylée nue de 4,5 cm de longueur (1/877-SF); 2, le même individu le 17 juin 1959 : il porte 8 feuilles, il en portera 13 en janvier 1960, 15 en avril. — *Neobeguea mahafaliensis* Leroy (cliché du 31.1.1959) : 3, plantule issue d'une graine récoltée le 11 août 1954, conservée en collection et mise en germination en décembre 1958; germination phanérocotylaire (cotylédons suborbiculaires, entiers; hypocotyle de 1,5 cm de longueur), les premières feuilles formées sont simples (le pot a 6 cm de diamètre) (10676-SF); 4, le même individu le 17 juin 1959 : 4 feuilles composées-imparipennées ont été produites après 3 feuilles simples (divergence 2/5). — *Xylocarpus granatum* (8088, carpologie, P) : 5, fruit de 7 cm de diamètre. — *Carapa procera* (Heudelot 749) : 6, fruit long de 8 cm (explication Pl. 8). — *Capuronianthus mahafaliensis* : 7, écorce et feuilles, en forêt xérophile, près de la route d'Enjamala, à 65 km de Tuléar, dans le site du *Paracoffea humbertii*, mai 1962).

ment, les rameaux extrêmes portent quelques paires de feuilles chacune avec son bourgeon axillaire, et se terminent par un bourgeon au repos (*naked bud* de PENNINGTON & STYLES). Au réveil, le bourgeon terminal va former, à la base, des axes inflorescentiels axillaires, lesquels peuvent être axillés par des feuilles réduites, des feuilles-écailles ou des feuilles normales. Au-delà, le développement végétatif se poursuit jusqu'au blocage par le bourgeon dormant. La pousse ayant procédé du développement du bourgeon terminal est donc porteuse d'inflorescences latérales à la base et des jeunes feuilles, elle est *hétérogène*. Le développement s'est fait dans la continuité au cours d'une même période, elle est *homochrone* ; le résultat est la production d'une pousse que je désignerai comme *indéfinie, hétérogène et homochrone*.

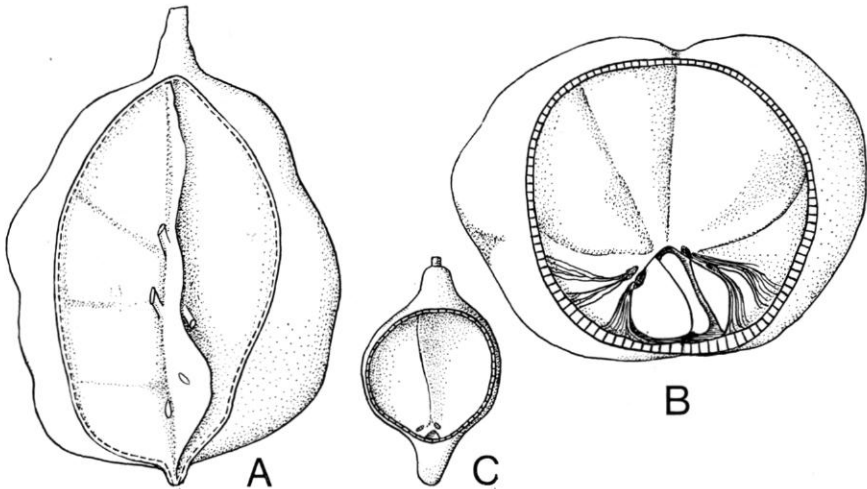
De même, les bourgeons axillaires des feuilles anciennes peuvent entrer en activité : les pousses qu'ils donnent sont généralement réduites, sans feuilles, portant simplement les axes inflorescentiels axillés par des bractées-écailles. Pousses théoriquement semblables aux précédentes, homochrones, mais très courtes, *pratiquement* (définies?) *homogènes* (entièrement génératives).

Dans tous les cas, le développement est rigoureusement monopodial, et le caractère essentiel pour définir le taxon est ce caractère, absolu sur le plan théorique.

KHAYA : F. HALLÉ & OLDEMAN ont classé le *Khaya ivorensis* A. Chev. dans leur « modèle de RAUH » : le tronc est un monopode dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Les branches sont orthotropes, donc morphologiquement identiques au tronc. Chaque branche est un monopode dont la croissance rythmique confère aux branches latérales qu'elle porte une disposition verticillée ou subverticillée. La floraison est toujours latérale. Le genre voisin *Swietenia*, l'Acajou d'Amérique, est du même type. De même aussi le genre africain *Entandrophragma*.

NEOBEGUEA : l'intérêt tout particulier présenté par ce genre tient à deux raisons : en premier lieu, la diversité des mécanismes à l'intérieur du genre, en rapport avec la taxogenèse. En second lieu, l'étroit apparentement au *Khaya*, lequel présente un mécanisme de développement inconnu chez le *Neobeguea*. En d'autres termes, nous nous trouvons avec certitude devant un *ensemble* de mécanismes *dérivant d'un seul et unique mécanisme* originel.

Le *N. mahafaliensis*, espèce assez répandue dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar, est richement représenté dans les collections du Muséum. L'analyse extrêmement fine des rameaux m'a révélé que ceux-ci sont composés d'éléments assimilables à ce que j'ai appelé ailleurs (1968, 1972) *articles* ou *unités de développement* : chaque pousse nouvelle, qu'elle soit végétative ou végétative-générative, est généralement issue d'un bourgeon axillaire proche du bourgeon terminal, celui-ci avortant. Toute pousse est généralement *définie*. Toute pousse homochrone (formée continûment



Pl. 8. — Fruits adultes disposés le sommet en bas : A, *Carapa procera*; B, *Xylocarpus granatum*; C, *Capuronianthus mahafaliensis*. A et B, schémas respectifs des photos 6 et 5 (Pl. 7). — En A, fruit à 5 loges et 15 graines; 2 loges ont été ouvertes, l'une à 1 graine, l'autre à 4 graines, lesquelles ont été retirées. Fruit oblong à graines superposées. — En B, fruit à 4 loges de 4 graines chacune : on voit les 4 attaches placentaires sur le bord de la fenêtre interloculaire. Fruit arrondi à graines plus ou moins collatérales. — En C, fruit (long de 3,5 cm) à 2 loges contenant 2 graines collatérales chacune (elles pourraient être aussi bien superposées); on voit 2 attaches placentaires près de la fenêtre interloculaire.

au cours d'une même phase de développement) est *hétérogène* (végétative-générative) ou *homogène* (végétative ou générative par accélération ontogénétique). Le développement est *sympodial exclusif*.

Je ne sais si le *N. ankaranensis* est à développement sympodial exclusif, mais il présente au moins un développement sympodial en rapport avec la floraison. Les pousses en sont hétérogènes.

Chez le *N. leandriana* le mécanisme est original : les pousses homochrones sont exclusivement homogènes, donc le méristème génératif se spécialise d'emblée, mais elles peuvent être terminales. Il y a donc un développement sympodial en rapport avec la floraison, ou partiellement monopodial.

III. — ÉCOLOGIE

Avec ses 3 espèces, le *Neobeguea* couvre une aire coïncidant avec la Région occidentale de Madagascar dont il est un élément caractéristique. Arbre à feuillage caduc, comme le *Khaya*, il est étroitement adapté à cette région classiquement divisée en deux Domaines, Domaine de l'Ouest et Domaine du Sud (HUMBERT, 1955) où, comme on sait, le facteur limitant est l'humidité. La saison sèche y dure 6-7 mois au moins, de mai à novembre, pendant lesquels il ne tombe que quelques millimètres de pluie chaque fois, à moins qu'elle ne soit absolue, ce qui est la règle dans le sud. La

pluviométrie annuelle peut atteindre 1900 mm à Analalava entre le Sambirano et Majunga, mais elle descend au-dessous de 1000 mm à Diégo-Suarez, 500 mm dans le Sud. MORAT (1974) y distingue deux bioclimats : le type *subhumide chaud* des secteurs Nord et de l'Ambongo-Boina et du Secteur de l'Ouest-moyen au-dessus de la Tsiribihina, d'une part, d'autre part le type *semi-aride* de la Tsiribihina au Cap Sainte Marie (14). La flore subsistante, marquée par une grande originalité de composition et de végétation, s'y différencie en fonction de la latitude et surtout de la nature des sols. Les savanes mises à part, ce qui représente 80 % de la superficie totale, les formations forestières y constituent du Nord au Sud une petite bande extrêmement morcelée, souvent proche de la côte et donc de faible altitude et sur sols sableux ou occupant les vastes étendues calcaires à faciès karstique : Forêts denses sèches du Domaine de l'Ouest, Fourrés xérophiles du Sud (KOECHLIN, GUILLAUMET & MORAT, 1975) (6). L'un des traits les plus frappants de cette flore occidentale est précisément en rapport avec l'importance des substrats karstiques, Plateau Mahafaly (Nummulitique), Tsingy du Bemaraha, Kelifely, Ankarana de Diégo-Suarez (Jurassique) où la sécheresse varie selon l'épaisseur du sol. Après PERRIER DE LA BÂTHIE, les auteurs ont rappelé que la végétation y fleurit souvent au cours de la saison sèche au sein des forêts presque entièrement défeuillées, ce curieux phénomène offert par le *Dalbergia* et le *Pachypodium* entre autres, l'est aussi par le *Neobeguea* mais selon un mécanisme extrêmement intéressant dont j'ai tenté d'amorcer l'analyse dans la perspective d'une ouverture sur la compréhension des modes d'évolution.

Le *Neobeguea mahafaliensis* est un arbuste, un petit arbre ou un arbre ne dépassant guère ordinairement 10-12 m. Il affectionne le calcaire, mais on le trouve aussi sur gneiss, et sur les sables côtiers : Androy et Plateau Mahafaly au Sud, fourrés de la région de Tuléar, forêts depuis le Mangoky jusqu'à Morondava et au-delà de la Tsiribihina. Deux stations dont une vers 7-800 m en sont connues près d'Ihosy. Une forme particulière (qui pourrait être un hybride fixé *mahafaliensis* × *leandriana*) est incluse dans l'aire du *N. leandriana* vers Majunga et au-dessous du Sambirano vers Analalava. Dans son aire, le *N. mahafaliensis* fleurit de mai à novembre, pendant toute la saison sèche. Les bourgeons terminaux et axillaires des branches débourent à tout moment à partir de mai, alors que les arbres sont entièrement nus, et reconnaissables seulement à leur port, à leurs branches courtes et tortueuses, à leur écorce platanoïde se détachant par plaques et laissant des cicatrices (ressemblant à des pièces d'un puzzle, selon l'excellente image de CAPURON). Les pousses nouvelles sont constituées de deux parties : à la base, l'axe est végétatif et porteur d'un certain nombre de feuilles, chacune axillant un bourgeon au repos; au-dessus l'axe est génératif : la feuille fait place à la bractée-écaille et dans chaque aisselle une ramification d'inflorescence se développe ou avorte, l'axe principal se termine par une fleur. L'ensemble de l'inflorescence est une petite panicule terminant une pousse végétative et formée au cours du développement de celle-ci, sans discontinuité de développement.

Une telle pousse nouvelle est ce que j'ai appelé (1967) une pousse

homochrone : elle se construit en un seul temps et porte fleurs et feuilles. Si cet événement survient en mai ou juin, au plus fort de la grande sécheresse, l'arbre chargé de son feuillage prend un caractère insolite en disharmonie par rapport au climat. En fait, le *N. mahafaliensis* présente une adaptation remarquable du tronc à la sécheresse : d'une part, et c'est là un caractère générique, l'assise subéro-phellodermique y fonctionne activement pour produire une carapace corticale se renouvelant par plaques; d'autre part, le tronc a la capacité de se renfler à la base et d'accumuler des réserves hydriques. Les malgaches utilisent d'ailleurs ces réserves à des fins médicinales. Ce caractère que j'ai observé dans la nature en 1970, est un caractère génétiquement fixé dont j'avais noté l'existence sur plantule obtenue par germination en serre dès 1960.

Le *N. ankaranensis* est généralement un arbre médiocre, mais, d'après CAPURON, dans de bonnes conditions, il peut, avec un fût droit, dépasser 25 m et 0,80 m de diamètre. Il est strictement localisé — d'après les données dont on dispose — dans la région de Diégo-Suarez, pentes calcaires de la Montagne des Français, causses de l'Ankarana, sables de Sahafary. La plante fleurit plus classiquement en octobre-novembre, à la fin de la saison sèche. De belles pousses homochrones comparables à celles du *N. mahafaliensis* sont alors formées, mais avec de grandes feuilles pouvant atteindre 30-40 cm de long. L'inflorescence est une grande panicule très ramifiée, beaucoup plus développée que celle du *N. mahafaliensis*. Les fruits arrivent à maturité au cours de la saison sèche. Ici la correspondance est réalisée entre saison sèche et chute des feuilles : le phénocycle est parfaitement inséré dans son cadre.

Avec le *N. leandriana*, c'est à un tout autre système que nous avons affaire : l'arbre a « découvert » le mécanisme monopodial en rapport avec la floraison axillaire, mais selon une modalité différente de celle du *Khaya*. Le développement végétatif et le développement génératif sont libérés l'un par rapport à l'autre, mais feuilles et inflorescences ne relèvent pas d'une même pousse homochrone. L'inflorescence est produite par un bourgeon axillaire strictement génératif, mais sur du bois de la précédente saison, ou plus ancien. L'axe feuillé procède d'un bourgeon terminal ou axillaire au repos depuis la ou une précédente saison. Ainsi, les inflorescences apparaissent en mai-juin-juillet sur des arbres dépouillés, au cœur de la saison sèche, sans doute à la faveur de quelque pluie. Quand vient la saison des pluies, l'arbre, porteur de fruits déjà gros, se pare de son feuillage. Le bourgeon terminal des axes longs peut rester végétatif pendant plusieurs saisons, mais il est appelé à se transformer un jour : le développement monopodial n'est que partiel. Quand survient la sécheresse, les feuilles tombent, le bourgeon terminal entre en repos à l'état végétatif ou à l'état génératif, à l'abri de plusieurs cycles d'écailles; on peut penser que les bourgeons axillaires au repos eux aussi sont alors encore indifférenciés ou déjà différenciés en bourgeons génératifs. Deux phénomènes interviennent : il y a 1) rupture de la continuité du processus de développement à l'arrivée de la saison sèche, 2) déplacement de l'équilibre hormonal déterminant les différenciations méristématiques.

Le *N. leandriana* semble inféodé aux substrats calcaires : reliefs karstiques de l'Antsingy du Bemaraha et du Kelifely, calcaires éocènes de l'Ambongo et du Sud de Majunga. C'est parfois un bel arbre atteignant 20 m, toujours reconnaissable, comme les autres espèces, à son écorce platanoïde. Le mode de développement qui lui est propre, s'exprime par la dissociation des mécanismes producteurs de feuilles d'une part, de fleurs d'autre part, conférant ainsi à la plante une très grande souplesse d'adaptation au milieu et aussi une capacité plus grande de développement.

On peut penser que les conditions dures du milieu ne sont pas étrangères à la sélection de ce type de comportement marqué par un rééquilibrage hormonal du déterminisme sexuel.

Les *Khaya* sont des arbres héliophiles des forêts denses sempervirentes ou semi-décidues, des forêts claires et des galeries forestières (dans les savanes soudaniennes). Le *K. ivorensis* ou Acajou de Bassam vit dans les forêts denses de la basse Côte d'Ivoire. Le *K. madagascariensis*, extrêmement voisin morphologiquement du *K. senegalensis* habite la forêt ombrophile de la Grande Comore et de la côte orientale de Madagascar, les forêts d'alluvions de la Mahavavy, du Sambirano, pénétrant fort loin dans l'Ouest, le long des berges des fleuves jusqu'au Sud de Majunga, dans le Boïna. Comme les espèces africaines — auxquelles il pourrait être rattaché — c'est un arbre à feuillage caduc : il peut atteindre 30 m et 1,50 m de diamètre. Sa floraison prend place en saison sèche, en septembre, ou, dans la forêt humide, au début de la saison des pluies : la pousse étant homochrome, l'arbre se couvre alors de feuilles.

Il n'y a pas de genre taxonomiquement plus proche du *Khaya* que ne l'est le *Neobeguea*, mais ce sont cependant deux taxons bien différents sous deux aspects. D'une part, leurs besoins écologiques et leurs aires géographiques ne coïncident pas, le *Neobeguea* étant une plante strictement caractéristique des formations xérophiles de l'Ouest et du Sud. D'autre part, ils ne se situent pas sur le même niveau, ni dans la même orientation évolutionnels. Nous nous trouvons devant un très bel et indiscutable ensemble naturel africano-malgache dont la taxogenèse soumise à des pressions différentes a divergé. Dans ce cas on passerait du sympode au monopode, au moins relativement aux rameaux.

Le *Capurionanthus mahafaliensis* est un bel arbre à feuillage persistant, pouvant atteindre 20-25 m. On le trouve exclusivement dans le domaine de l'Ouest : Androy (jusqu'à 60 km de la côte et 300 m d'altitude), Bassin de la Basse Menarandra (Plateaux et vallons sur calcaires éocènes), et dans le secteur Nord, au Nord et au Sud de Vohémar, dans la forêt côtière sur sables et dans la forêt de Sahafary également sur sables. Il fleurit en septembre-octobre-novembre-décembre, et mûrit ses fruits au cours de l'année.

Élément des forêts côtières ou subcôtières sur sables, inconnu à l'Est et au Centre, le *Capurionanthus* a des exigences écologiques qui rappellent à bien des égards celles du *Xylocarpus*. A Madagascar le *X. obovatus* est une essence de la mangrove : côte Est, côte Ouest. C'est d'après PERRIER DE LA BÂTHIE une espèce commune dans la mangrove, les individus isolés

croissent au bord des cours d'eau où la marée remonte. Le *X. granatum* est beaucoup plus rare; on le trouve à la limite extrême de la mangrove là où les eaux saumâtres ne parviennent pas. D'après PERRIER, c'est une essence plutôt calciphile que halophile. Le *Carapa* n'existe pas à Madagascar : le genre est composé d'une espèce africaine (*C. procera*) et une américaine (*C. guianensis*) et peut-être une ou deux autres espèces américaines. Le *Carapa procera* est, d'après AUBRÉVILLE (1), un arbre des galeries forestières et des parties fraîches de la zone soudanienne, abondant sur les lisières septentrionales de la forêt dense, en Afrique occidentale et centrale, jusqu'en Angola; on le trouve aussi, assez curieusement, sur les montagnes de Man et du Nimba. La floraison en est plutôt erratique : de juillet à octobre, mais aussi de décembre à mai, la fructification principale étant de novembre à mars.

Le *C. guianensis* est parfois un très grand arbre qui peut atteindre 40 ou 50 m, avec des contreforts. On le trouve dans les deltas et dans les plaines inondées de l'Amazonie, du Vénézuëla et en Guyane, parfois en peuplements presque purs. Il fleurit en juin et requiert une année pour mûrir ses fruits.

Il est probable que le *Xylocarpus* a eu pour souche un genre voisin du *Carapa*, dont l'adaptation écologique est assez large.

IV. — HYPOTHÈSES SUR L'ÉVOLUTION

Mes recherches sur les Caféiers, commencées en 1961, ont abouti, en 1967, à l'établissement d'une classification fondée sur le principe synchrétique (9). Elles m'ont amené à regrouper les espèces d'après les mécanismes ontogénétiques : d'un côté *Coffea*, *Psilanthus*, *Psilanthopsis*; de l'autre côté *Paracoffea*, accordant à chacun de ces taxons le rang générique¹. C'est en m'appuyant sur le principe synchrétique que j'ai émis l'hypothèse d'une évolution selon laquelle le *Coffea* (comme le *Psilanthus* et le *Psilanthopsis*) serait issu de plantes à fonctionnement sympodial du type *Paracoffea* (9, 11). Dans le même esprit, j'ai conçu une « loi de corrélation de croissance » qui met en évidence un principe d'unité, un lien, entre les caractères apparemment « en mosaïque ». C'est aussi au cours de ces travaux (1968, 1972) que j'ai élaboré la notion d'unité de développement ou article ou métamère, rejoignant ainsi les orientations de M.-F. PRÉVOST, qui, simultanément, mais indépendamment (1967) proposait dans le même sens le terme d'article, dans son étude des Apocynacées (16). Au même moment aussi (3), F. HALLÉ & R. MARTIN, dans leur étude sur la croissance de l'*Hevea* (1968), avançaient en lui donnant un sens différent, mais apparenté, le terme d'unité de morphogenèse, celle-ci étant l'homologue, dans le mécanisme monopodial, de l'article dans le mécanisme sympodial.

1. Il peut sembler préférable de réunir tous ces genres comme sous-genres dans le seul genre *Coffea*.

F. HALLÉ & OLDEMAN (1970) (4) ont exprimé clairement¹ le rapport phylogénétique qu'il paraît y avoir entre l'axe articulé et l'axe monopodial, et ils ont eu le mérite de donner à ce rapport une signification générale : ce que j'avais développé, de mon côté (1961-1968) sur le cas particulier des Caféiers — où la notion d'unité de morphogenèse ne peut être appliquée — en montrant comment on passait du rameau articulé au rameau monopodial. Dans mon hypothèse, le méristème végétatif terminal, dans le mécanisme monopodial, resterait toujours en deçà du niveau qualitatif où il serait à même d'édifier l'inflorescence (en d'autres termes le changement du végétatif en génératif est réprimé;) niveau qui serait atteint, par accélération (absence de répression) par les méristèmes latéraux. Chez le *Paracoffea*, l'accélération (absence de répression) générative porterait généralement sur un méristème terminal, lequel réussit, plus ou moins bien — d'où la production d'épicalices — mais réussit toujours à constituer une inflorescence.

Dès 1949, l'un des plus éminents botanistes de notre époque, E. J. H. CORNER (2), attirait l'attention sur l'architecture des arbres tropicaux, et ses ouvrages entre 1949 et 1966 (*The Durian Theory or the Origin of the Modern Tree*, *Wayside Trees of Malaya*, *The Life of Plants*, etc.) ont eu la plus grande influence sur l'orientation des recherches contemporaines. Pour ce Maître, qui a eu quelques-unes des plus brillantes intuitions sur l'évolution « les ancêtres des plantes à fleurs modernes devaient avoir été des arbres tropicaux de hauteur faible ou moyenne, à branches rares et sympodiales..., ces arbres devaient se reproduire par de grosses graines arillées, nées de follicules rouges, massifs, succédant à des fleurs ou inflorescences terminales ».

Disciples de CORNER, et prenant son œuvre pour base, F. HALLÉ & OLDEMAN ont admis la vision cornérienne de l'évolution phylogénétique où la plante primitive est un arbre massif, de faible hauteur, monocaule, à floraison terminale.

Cette première « approche », quant à l'origine des arbres, n'est certainement pas sans valeur; j'en retiens notamment que la notion de sympode et de floraison terminale y a une grande place.

La réflexion à laquelle je me suis livré (12)², sur l'évolution des mécanismes ontogénétiques m'a amené à formuler l'hypothèse que les « Angiospermes ancestrales devaient être des plantes ligneuses de faible gabarit, à développement sympodial dont seraient issues d'une part la masse des espèces herbacées et buissonnantes où prédominent largement les mécanismes sympodiaux et où les systèmes d'adaptation sont innombrables, d'autre part le lot réduit des espèces ligneuses géantes où l'anthosphère peut se trouver portée jusqu'à 50-100 m au-dessus du sol, grâce aux mécanismes monopodiaux ».

1. Leur figure 76 est cependant fautive en ce qu'elle ne montre pas que c'est toute l'inflorescence représentée dans le fonctionnement défini qui devient latérale dans l'unité de morphogenèse. En outre, celle-ci devrait être raccourcie de toute la longueur de l'inflorescence de l'article.

2. J'ignorais alors les travaux de STEBBINS.

En effet, s'il s'avère que les plantes ancestrales ont été à développement sympodial, on est amené à considérer que les très grands arbres strictement à développement monopodial, représentent plutôt un accroissement d'évolution. Ce qui entraîne cette conséquence que la forêt dense humide des régions tropicales, peuplée pour une bonne part d'arbres géants, ne serait pas le berceau des Angiospermes. Hypothèse formulée, pour d'autres raisons, par STEBBINS, dès 1965, et reprise par cet auteur récemment (1974) (17). Pour STEBBINS, les Angiospermes primitives étaient des plantes ligneuses de faible taille, à ramifications fines et capables de fleurir au bout de quelques années après la germination, et habitant non pas les Tropiques, mais des pays à climat contrasté-chaud de type méditerranéen.

En poussant plus loin ma conception, on en vient à poser que l'ancêtre des Angiospermes a pu être, non pas un arbre massif, mais une petite plante ligneuse hapaxanthe, à branches hapaxanthes (sans possibilité de ramification véritable, monopodiale). Que penser alors de l'arbre massif et court dont parle CORNER? On peut admettre aisément que la plante ligneuse originelle ait augmenté sa taille jusqu'à donner un type extrême, mais qu'à partir de cet arbre ayant tous les traits d'une fin de phylum, « modèle de HOLTUM » dans la nomenclature de F. HALLÉ & OLDERMAN, ait pu se produire la mutation qualitative de la sympodisation, je ne suis guère enclin à l'admettre. Il me semble raisonnable de faire l'économie de ce type archaïque en tant qu'élément de séquences conduisant aux types modernes.

Pour F. HALLÉ & OLDEMAN, cependant, ce serait la miniaturisation du « modèle de HOLTUM » qui aurait conduit à l'émergence de la monopodisation et du « modèle de CORNER ». Le « modèle de CORNER » me semble beaucoup plus sûrement un « modèle » de niveau d'évolution élevé, un « modèle » pseudo-archaïque produit par évolution de types sympodiaux, ce que j'ai tenté de montrer chez les Rubiacées (12).

Quoi qu'il en soit, me plaçant à mi-chemin entre CORNER et STEBBINS, je crois que le berceau des Angiospermes primitives, plantes ligneuses de faible taille, arbustes ou buissons, a dû être, non pas nécessairement la forêt dense humide, mais les régions tropicales au sens large. Le climat y est de loin le plus diversifié du Globe et y présente dans l'espace, et pour le moins, l'équivalent des contrastes dans la succession des systèmes méditerranéens : les plantes passées au crible des conditions tropicales de climat, de sol, d'altitude, de compétition, de défense ou d'ordre géodynamique, ont été soumises à une épreuve très rude, mais qui comportait tous les créneaux de la préadaptation aux divers milieux du Globe, y compris les milieux froids.

Je pense avec F. HALLÉ & OLDEMAN que le développement chez le *Khaya* « issu des modèles d'AUBRÉVILLE et de SCARRONE » doit être considéré comme l'aboutissement d'un long processus de perfectionnement de l'activité méristématique ». Cette thèse se trouve considérablement renforcée par l'existence de la structure articulée que j'ai mise en évidence chez le *Neobeguea mahafaliensis*. Chez cette plante, le rameau devient un véritable échafaudage d'unités de développement. En tentant de prendre une vue générale,

fût-ce en acceptant de s'enfermer dans la pure spéculation, l'hypothèse qui vient à l'esprit est que l'« unité » a pu être l'organisme originel.

Dans le *Neobeguea*, l'unité végétative et l'unité générative étant parfaitement homologues, je vais jusqu'à poser que la première pourrait procéder de la seconde.

Nous rejoignons ainsi les théories de la métamérie, écartées de la science moderne sans avoir été réfutées de façon convaincante, ou soumises à un examen critique approfondi. L'existence d'une telle unité primitive relève cependant de la pure conjecture, et je suis incapable d'en esquisser quelque définition. On doit noter que les méristèmes angiospermiens fonctionnent de façon rythmique, le rythme élémentaire étant mesuré par la durée des plastochrones. Même la pure construction végétative apparaît comme une *répétition*, et ainsi se trouve introduite la notion de *multiple* qui est à la base de l'échafaudage des unités et de l'architecture des plantes ligneuses et herbacées.

Le rameau du *Neobeguea leandriana* semble marquer une étape : il s'y est produit un rééquilibrage hormonal entraînant la production d'inflorescences latérales sur le vieux bois ou d'inflorescences terminales sur le bois de la saison précédente. Les unités sont composées, et liées à la floraison terminale : le monopode est partiellement réalisé. Le mécanisme permet le maintien de la floraison en période sèche, ce qui peut être favorable dans la sélection (possibilité d'une moindre virulence des parasites des fleurs ou meilleures chances de fécondation, etc.) et une meilleure adéquation de la caducité des feuilles au climat.

D'après l'hypothèse que j'ai retenue, le *Carapa* pourrait bien représenter un raté de la monopodisation des branches. En effet, le rameau florifère, d'ailleurs de fort volume, se développe en donnant des branches latérales (garnies de fleurs) aux aisselles de bractées, puis le plus souvent il se produit une condensation brusque, en bourgeon, des bractées : le développement est bloqué. La monopodisation déjà « inventée » pour le tronc est amorcée pour les branches qui sont orthotropes. Un pas de plus et le bourgeon terminal serait végétatif.

Avec le *Capurionanthus*, la monopodisation des branches est réalisée. Par ailleurs, l'arbre est de belle venue et à feuillage persistant, donc apparemment moins bien adapté aux milieux xériques que le *Neobeguea*. L'évolution a porté sur les fruits : capsules-drupes à déhiscence imparfaite et qui ne produisent que deux graines par loge. Ces graines, légères, non ailées, bien protégées, semblent préadaptées à la dispersion par les cours d'eau.

Des essais de germination (Pl. 7), pratiqués sur le *Neobeguea* et sur le *Capurionanthus* ont permis quelques observations intéressantes, en particulier de mettre en évidence une durée extrêmement longue du pouvoir germinatif, ce qui confère un avantage important en milieu rigoureux. Une graine de *Neobeguea mahafaliensis*, récoltée le 11 août 1954, soumise au traitement anti-parasitaire et conservée en collection a été mise en germination en décembre 1958. Elle a donné une plantule (germination cryptocotylaire) avec deux cotylédons suborbiculaires, entiers, deux feuilles

simples, puis au cours des six mois suivants quatre feuilles imparipennées, à folioles dentées (divergence 2/5). La plante a été conservée en culture jusqu'à maintenant. Une graine de *Capuronianthus*, récoltée le 12 mars 1955, traitée et conservée, a été mise en germination en décembre 1958. Elle a donné une plantule à germination phanérocotylaire produisant directement des feuilles composées. Au bout de six mois, elle portait huit feuilles composées paripennées, treize en janvier 1960, quinze en avril.

Le *Neobeguea*, en rapport avec l'étroitesse écologique des milieux xériques et plus ouverts qu'il occupe, a progressé dans l'amélioration de la diaspore par rapport au *Khaya*. Cette amélioration se marque à l'évidence par la réduction du nombre des graines, par leur miniaturisation corrélative du repliement des cotylédons, par l'extension considérable de l'aile séminale périphérique. La diaspore du *Neobeguea* est une graine *parfaitement anémochore*. La réponse à deux pressions de sélection différentes est ici particulièrement claire : d'un côté, dans les *fourrés et savanes arborés*, un arbre *petit* avec des graines *légères*, largement *ailées*, *peu nombreuses* (ce qui permet la réduction de taille du fruit), ayant un *pouvoir germinatif de très longue durée* ; de l'autre côté, un arbre *grand* ou *très grand*, de la *forêt dense humide*, aux graines *lourdes*, à *aile réduite*, *nombreuses* (fruit relativement gros à 4-5 loges).

V. — TAXONOMIE SYNCRÉTIQUE DES GENRES *NEOBEGUEA* ET *CAPURONIANTHUS*

NEOBEGUEA : Les longues considérations d'ordre ontogénétique que je viens de rapporter sur le genre *Neobeguea* n'ont aucune place dans la taxonomie classique. Et l'excellente description de PENNINGTON & STYLES n'en révèle que deux traits : arbres caducifoliés, inflorescences en thyrses terminales ou sur de courtes pousses latérales. Influencés par les orientations à base numérique de la taxonomie, PENNINGTON & STYLES ont établi une clé synoptique des genres par référence aux caractères différentiels. C'est un essai utile et intéressant, mais que je cite ici pour la raison que tout caractère relevant de l'ontogénétique en est exclu : rien n'est retenu quant au mécanisme de développement. Or, les unités de développement dans l'ensemble *Khaya-Neobeguea* sont des caractères différentiels absolus.

Mettre dans une description : « arbres caducifoliés » revient en somme à ne signaler que la marque d'un phénomène complexe ayant de multiples variantes génétiquement fixées sans rien révéler de celles-ci. La définition de l'unité de développement précise les types d'adaptation et le mode de développement. Elle est aussi la base de toute hypothèse phylogénétique et de toute étude organogénétique.

Mettre que les inflorescences en thyrses sont terminales ou sur de courtes pousses latérales ne donne aucune indication sur les conditions génétiques et écologiques de ces importants caractères dont nous savons qu'ils sont des adaptations fixées et les éléments d'une séquence évolutive où prend place le *Khaya*. La notion de syncrétisme permet à la recherche

taxonomique qu'elle inspire de ménager ou de favoriser les ouvertures vers la connaissance des fonctions et des parentés, et ce faisant ainsi, de fonder sur des bases solides, et vraiment biologiques, la systématique.

Quoique partielles et approximatives, les études méthodiques et expérimentales restant à faire, nos connaissances sur le *Neobeguea* permettent d'introduire dans la description plusieurs éléments essentiels de taxonomie syncrétique, relatifs aux branches et à leur développement. A eux seuls, ils permettent la discrimination des trois espèces. De plus, ils ont un rôle déterminant dans l'organisation générale et le comportement de la plante. A ces éléments s'ajouteront, le jour venu, les caractères relatifs au tronc, au port, et à tout autre différenciation qualitative des méristèmes. La description devra se doubler d'au moins deux rapports, l'un écologique, l'autre phylogénétique.

TAXONOMIE. — *N. mahafaliensis*: 1) développement sympodial exclusif. 2) pousses hétérogènes, homochrones, définies.

N. ankaranensis: 1) développement sympodial en rapport avec la floraison. 2) pousses hétérogènes, homochrones, définies.

N. leandriana: 1) développement sympodial en rapport avec la floraison. 2) pousses hétérogènes, hétérochrones, définies (chaque phase homogène est homochrome).

Khaya: 1) développement monopodial exclusif. 2) pousses hétérogènes, homochrones, indéfinies.

ÉCOLOGIE. — *N. mahafaliensis*: Pousses hétérogènes, produites en saison sèche. Tronc renflé au niveau du sol et capable de constituer d'importantes réserves hydriques.

N. ankaranensis: Phénocycle en étroite correspondance avec le climat : pousses hétérogènes à la fin de la saison sèche.

N. leandriana: Pousses génératives homogènes latérales et terminales en saison sèche. Pousses végétatives homogènes en saison des pluies.

Khaya: Pousses hétérogènes indéfinies en saison sèche et au début de la saison des pluies.

PHYLOGÉNÉTIQUE. — Le *N. leandriana* est peut-être l'espèce la plus avancée du genre, dans ses mécanismes ontogénétiques adaptés à la xérophilie. Le *N. ankaranensis* est insuffisamment connu sous cet angle. Le *N. mahafaliensis* a pu se maintenir et prospérer dans un milieu rigoureux, malgré la pérennité de sa métamérisation, peut être grâce à l'« invention » d'un procédé de mise en réserve de l'eau. Il semble d'ailleurs que les mécanismes sympodiaux puissent être très satisfaisants en milieu xérique.

Le *Neobeguea*, composé de trois espèces xérophiles profondément différenciées, est un genre paléoendémique s'étant engagé dans l'adaptation rapide aux milieux xériques de la Région Occidentale de Madagascar : d'où la coexistence des archaïsmes du mode de développement et des

caractères très évolués de l'appareil génératif. Le *Khaya*, représenté marginalement à Madagascar par une forme (venue tardivement?) de la super-espèce africaine, est un genre africain orienté vers l'occupation de la grande forêt tropicale. Étant donné le faible degré de différenciation intragénérique du *Khaya* on peut penser que ce genre est d'origine récente, l'ancêtre commun du *Khaya-Neobeguea*, habitant l'aire africano-malgache avant l'élargissement du canal de Mozambique, ayant disparu.

CAPURONIANTHUS : La décussation phyllotaxique propre à ce genre, dont la valeur taxonomique a été mise en avant par PENNINGTON & STYLES, commande en fait l'ensemble architectural et organogénétique de la plante. On sait que chez les *Meliaceæ* les feuilles évoquent plus qu'ailleurs ce que la nature de la feuille a de commun avec l'axe, en particulier elles peuvent avoir une croissance discontinue prolongée. Le rachis se termine souvent par une pointe représentant un méristème avorté, les folioles tenant un peu la place de feuilles sur un axe. Rien de surprenant donc que chez le *Capuronianthus* les feuilles soient paripennées (mais ce peut n'être que coïncidence). La structure des bourgeons à écailles décussées relève de la même loi. De même aussi celle de l'inflorescence où les bractées — et donc les ramifications — sont décussées.

L'inflorescence est d'un type cymeux bien marqué. Il est apparent que la fleur est le résultat de l'accélération du processus sexuel. Le calice est à 4 lobes imbriqués : plus précisément 2 cycles très condensés de 2 pièces décussées situées en rapport avec la disposition phyllotaxique de la bractée et des bractéoles. Le calice ne se distingue des bractéoles que par sa situation immédiatement au-dessous de la corolle, et par l'élongation du pédicelle. Néanmoins la condensation extrême des 2 cycles le constituant est l'équivalent physiologique d'un seul et unique cycle de 4 pièces : ce qui entraîne la constitution d'une corolle de 4 pièces alternant par leur base avec les pièces calicinales (et contortées dans leur partie supérieure); il y a changement qualitatif de la phyllotaxie. Jusqu'à la corolle incluse, l'unité morphologique du *Capuronianthus* est remarquable.

Avec les étamines et les carpelles, l'ordre phyllotaxique se maintient. La même loi de développement règle de façon frappante l'architecture de l'arbre, la structure des inflorescences, celle des fleurs (et peut-être celle des feuilles).

Le caractère si singulier de la décussation doit être replacé comme élément d'un ensemble dont nous connaissons la loi. Chez les *Meliaceæ*, de façon générale, l'inflorescence est plus ou moins cymeuse : les bractées fonctionnelles sont décussées. La décussation dans ce cas exprime une accélération brusque de la transformation végétatif-génératif. Chez le *Capuronianthus* on peut admettre — sans exclure le principe d'une généralisation à l'ensemble des Angiospermes — que toute la plante se prête d'emblée à cette opération précoce : chaque plastochrone est plus fortement sexualisé qu'à l'ordinaire et deux cycles se trouvent condensés en un, comme cela arrive au niveau du cycle externe du calice. Mais au stade floral, les événements se précipitent et aboutissent.

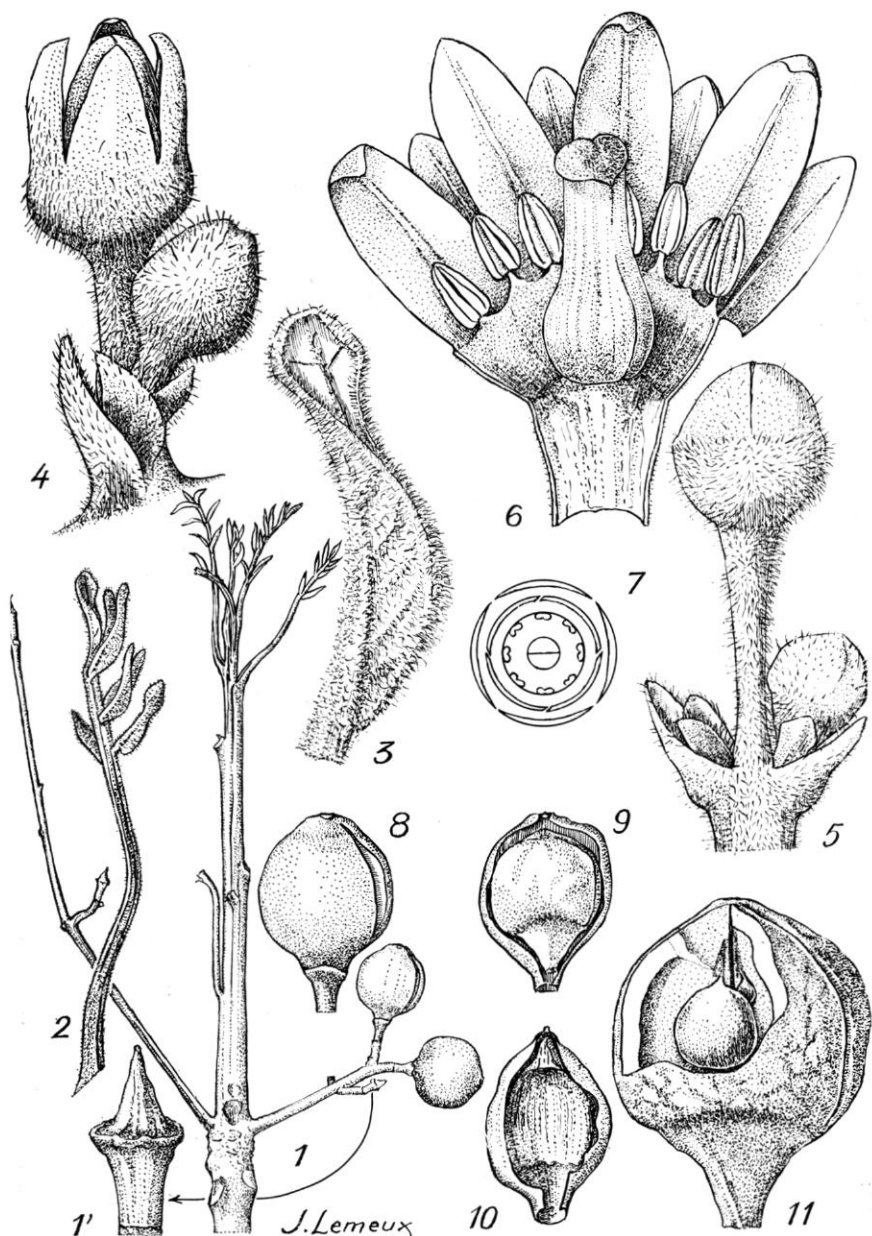
Si l'homologie entre la décussation des feuilles et leur condensation dans les cycles sexuels était admise, on pourrait se demander si l'étalement et la précocité du processus sexuel ne seraient pas un caractère relictuel. Il y a certainement des arguments en faveur de cette thèse! Là encore un caractère primitif, aurait été conservé chez un organisme par ailleurs assez évolué et présentant précisément un fonctionnement méristématique évolué, mais c'est là pure conjecture, car la thèse de la décussation en tant que caractère avancé peut être aussi aisément soutenue.

Quoi qu'il en soit, l'examen sous l'angle syncrétique du *Capuronianthus*, montre qu'il y a un lien entre la décussation des feuilles et les autres structures de la plante : sur le plan ontogénétique ce n'est pas un caractère isolé. Il montre aussi que les « naked buds » sont en réalité des bourgeons comparables à ceux des *Swietenioideæ* monopodiales : constitués de feuilles réduites à des écailles et de feuilles embryonnaires obéissant à la loi phyllotaxique. Cet examen cependant n'autorise pas à trancher la question de l'appareillement. De toute façon la conception taxonomique de PENNINGTON & STYLES et la mienne sont, sur le fond, presque identiques.

VI. — MISE EN ÉVIDENCE D'UN TYPE D'ORGANISATION JUSQU'ALORS INCONNU DANS LA FAMILLE

Les recherches que je poursuis depuis 1958 sur les *Meliaceæ* malgaches m'ont amené à mettre en évidence un certain nombre de structures rares de niveau générique : *Trichilieæ* à drupe et à poils étoilés (*Lepido-trichilia*, *Astrotrichilia*) ou à baies (*Malleastrum*), *Turrææ* à fruit indéhiscent (*Humbertioturræa*) ou dépourvues de tube staminal et d'arille (*Calodecarya*) (la découverte de cette structure m'a entraîné à classer le *Nymania* S.O. Lindb. dans les *Meliaceæ*), *Swietenioideæ* à embryon chiffonné (*Neobeguea*). Ces résultats imposaient de modifier, parfois assez sérieusement, les idées que l'on se faisait, à la suite de la monographie de HARMS (5), sur les rapports taxonomiques des espèces, sans que les cadres principaux établis par cet auteur en soient ébranlés. Mais j'ai aussi mis au jour ou reclassé des types d'organisation ne trouvant pas leur place dans le système de HARMS, cas du *Cedrelopsis* et du *Capuronianthus*, cas du *Neomangnotia* dont il va être traité ci-dessous.

Au cours de prospections dans le nord de la Grande Ile, précisément le 15 novembre 1970, j'eus la chance de découvrir une *Meliaceæ* que je pris tout d'abord pour un *Neobeguea*, voisin du *N. leandriana*, mais que l'analyse devait révéler être une *Meliaceæ* nouvelle et fort étrange. C'était un arbuste dépouillé de ses feuilles et portant des fruits et de minuscules fleurs. Habitant les rocaillies calcaires où croît aussi le *Neobeguea ankaranensis* et certains *Coffea* (*C. pervilleana*, *C. boiviniana*, *C. perrieri*) et, dans des stations voisines, le *Capuronianthus*, le *Coffea mogeneti* (= *C. heimii*), cette plante xérophile semble bien adaptée et propre à la Région occidentale. Elle présente une organisation qui n'a pas d'équivalent dans les sous-familles



Pl. 9. — *Neomangenotia ankaranensis* : 1, rameau avec jeunes feuilles et fruits $\times 2$; 1', pédon-
 cule du fruit restant fixé à l'arbre, composé d'un axe périgynique et d'une columelle;
 2, jeune feuille $\times 2$; 3, foliole jeune $\times 8$; 4, 5, boutons floraux $\times 14$; 6, fleur étalée
 après incision $\times 16$; 7, diagramme; 8, fruit avec le pédoncule $\times 2$; 9, fruit ouvert, une
 moitié de l'épicarpe et le pédoncule ont été retirés $\times 2$; 10, une moitié d'épicarpe $\times 2$;
 11, fruit sans épicarpe (endocarpe), après ouverture d'une fenêtre : on voit deux ovules,
 dont un avorté $\times 4$.

décrites. Je propose de considérer l'espèce comme le type d'un genre nouveau sous le nom de *Neomangenotia*¹ :

NEOMANGENOTIA Leroy, *gen. nov.* (Pl. 9,10).

Arbuscula foliis caducis. Inflorescentiæ paniculatæ axillares. Flores ♀ perigyni, receptaculo cupulato, sepala 4 valvata, petala 4 leviter imbricata v. subvalvata, stamina 8 (2-plo 4) ferenti; discus nullus; ovarium 2-loculare, ovulis collateralibus in quoque loculo 2, ab apice pendentibus, septo apice imperfecte clauso; stylus brevis, stigmatibus 2 cohaerentibus. Flores ♂ ignoti. Capsula drupacea septicida, loculis 1-2-spermis. Semen exalatum, micropyle apicem versus locata.

TYPUS GENERIS : *Neomangenotia ankaranensis* Leroy.

Neomangenotia ankaranensis* Leroy, *sp. nov.

Ramuli defoliati crassissimi, 6-7 mm diam., tenuiter tomentosi, resina rubella; juveniles valde tomentosi. Folia imparipennata, 7-9-foliolata, juvenilia valde tomentosa. Foliola nervis 7-8-jugis, apice cuneata v. spatulata. Axis inflorescentiæ striatus, 4-12 cm longus. Flores pedicellati, 2-3 mm longi, Bractæ alternæ v. oppositæ, 1-3 mm longæ. Bracteoelæ oppositæ v. suboppositæ.

TYPE : Leroy II-25, forêt de Mahory au sud d'Anivorano N, Ankarana, fl., fr., 15.11.1970 (holo-, P).

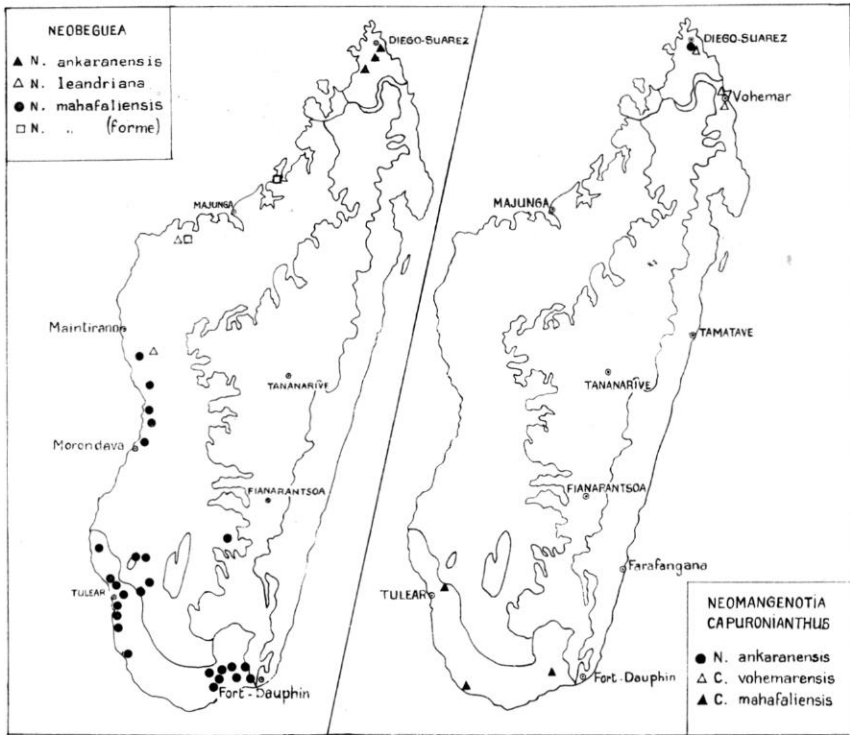
Le *Neomangenotia* se caractérise par des pousses homochrones, hétérogènes, indéfinies, produites à la fin de la saison sèche, l'arbre étant encore complètement dépouillé. Ces pousses sont comparables à celles du *Khaya*, mais les besoins écologiques sont différents et, taxonomiquement, les genres sont très éloignés. Le mécanisme de développement du *Neomangenotia ankaranensis* semble, dans l'interprétation donnée ci-dessus, d'un niveau élevé d'évolution.

Par l'ensemble de ses caractères : fleurs périgynes, ovaire à 2 loges, loges 2-ovulées, c'est une plante relativement évoluée. Certains de ses caractères essentiels, drupes septicides, fleurs périgynes, ne se retrouvent nulle part dans les *Meliaceæ*. En particulier, la périgynie y est singulière : au moment de la chute des fruits, ceux-ci se détachent au niveau de la partie supérieure de la coupe réceptaculaire (conceptacle), laquelle reste attachée aux axes de l'infrutescence.

Sur le plan phyllotaxique, la fleur n'a rien d'original. Les bractéoles sont opposées ou subopposées, 4 sépales valvaires, 4 pétales valvaires. 8 étamines (sans pollen dans les fleurs ♀). Ovaire 2-loculaire, à loges 2-ovulées. 2 stigmates.

Apparemment : le *Neomangenotia* est une structure profondément isolée qui mérite, semble-t-il, de constituer le type d'une sous-famille à part, les *Neomangenotioideæ*, proche des *Melioidæ* :

1. Dédié au Prof. G. MANGENOT avec qui j'ai fait une prospection dans le Sud de Madagascar en 1970.



Pl. 10. — Distribution géographique des genres *Neobeguea*, *Capuronianthus* et *Neomangenotia*. (C'est par erreur que la limite entre des domaines de végétation de l'Est, du Centre et de l'Ouest (N) n'a pas été représentée par un seul trait allant jusqu'à la côte.)

NEOMANGENOTIOIDAE, Leroy, *subfam. nov.*

Folia spiraliter disposita. Flores perigyni. Loculi 2 ovulis præditi. Stylus breviter capitatus. Capsula drupacea septicide dehiscens. Semina exalata.

TYPUS SUBFAMILIÆ : *Neomangenotia* Leroy.

Voici (page suivante) sous forme de tableau la position relative des *Neomangenotioideæ* dans la famille.

Ce tableau appelle quelques commentaires et développements :

1) Les 5 sous-familles (les 4 de la classification de PENNINGTON & STYLES et la 5^e aujourd'hui ajoutée) composant la famille sont présentes à Madagascar.

Cependant, les *Melioidæ* n'y sont représentées que par 2 tribus (*Turææ*, *Trichilieæ*) sur 7, lesquelles se trouvent aussi en Afrique mais avec

<i>Quivisian- thoidæ</i>	<i>Carapoideæ</i>		<i>Swietenioideæ</i>	<i>Melioidæ</i>	<i>Neomange- notioideæ</i>
	<i>Capurionian- theæ</i> ¹	<i>Carapeæ</i>			
fl. hypogynes	fl. hypogynes	fl. hypogynes	fl. hypogynes	fl. hypogynes ²	fl. périgynes
loges (1-) 2- ovulées	loges 2-ovu- lées, souvent 1-2 ovules vestigiaux	loges multio- vulées	loges multio- vulées	loges 2-ovu- lées	loges 2-ovu- lées
capsules locu- licides	drupes capsu- laroides, en- docarpe sep- tifrage, colu- melle mince	capsules sep- tifrages, colu- melle mince	capsules sep- tifrages, colu- melle épaisse	capsules locu- licides ou fr. indéhiscents	drupes septi- cides
graines ailées	graines non ailées liégeu- ses	graines non ailées liégeu- ses ou ligneu- ses	graines ailées	graines non ailées	graines non ailées

1. Pour PENNINGTON & STYLES, les *Carapeæ* prendraient place dans les *Swietenioideæ*, les *Capurioniantheæ*, accédant au rang de sous-famille, deviendraient des *Capurionianthoidæ*.

2. Les pétales peuvent être soudés partiellement au tube staminal (*Turræanthus*, *Munronia*, ...).

une troisième, pantropicale, les *Guareæ*. 4 tribus sont endémiques dans l'aire Asie-Pacifique : *Meliæ*, *Vavææ*, *Aglaiæ*, *Sandoricæ*.

La différenciation des *Melioidæ* a pour centre originel l'Asie, mais certaines ont rapidement gagné l'Afrique et Madagascar, atteignant parfois l'Amérique, avant la disjonction.

2) 3 sous-familles sont monotypiques.

3) Ces 3 sous-familles sont endémiques à Madagascar. L'étude taxonomique des *Meliaceæ* est encore insuffisamment avancée pour que des conclusions solides puissent être tirées. Les faits que je viens de rapporter amènent cependant à considérer la Grande Ile comme une partie au moins du berceau de la famille, ce qu'y atteste l'existence de 3 lignées très isolées et paucispécifiques.

Les *Swietenioideæ*, à l'exclusion des *Xylocarpeæ*, devaient être réparties déjà de façon large avant les disjonctions continentales, et les lignées génériques étaient en place.

Sur le plan aréologique, en effet, il y a 3 groupes absolus de genres :

1) Les américains : *Cedrela*, *Swietenia*, *Schmardæa*.

2) Les africano-malgaches : *Neobeguea*, *Khaya*, *Entandrophragma*, *Pseudocedrela*, *Lovoa*.

3) Les asiatiques : *Toona*, *Soymida*, *Chukrasia*.

On note la présence des seules *Swietenia* en Afrique, à l'exclusion des *Cedrelæ* et là leur relative importance (5 contre 2). Les genres sont parfaitement délimités, mais la parenté est assez proche entre *Khaya*, *Soymida*, *Swietenia* et *Neobeguea*.

Chacun des 3 groupes est phylogénétiquement hétérogène, et il n'y a aucune coïncidence entre les rapports morphologiques d'une part, géographiques d'autre part.

Le berceau des *Swietenia* semble donc être l'Afrique tropicale et Madagascar, où leur taxogenèse était très avancée déjà avant les disjonctions continentales.

Curieusement, l'Afrique ni l'Amérique n'ont aucune tribu endémique. Sur un total de 52 genres, 25 genres dont 21 endémiques sont de l'aire Asie-Pacifique; 19 de l'Afrique, dont 12 endémiques; 13 malgaches dont 8 endémiques; 8 américains dont 4 endémiques.

Comme on peut le penser d'après l'ampleur et la profondeur du phénomène, la taxogenèse des *Meliaceæ* a eu l'Ancien Monde pour cadre principal. Et dans quelques-unes de ses orientations elle s'est montrée particulièrement active : le genre *Aglaiæ* compterait une centaine d'espèces, le *Trichilla* environ 70, le *Dysoxylum* et le *Turræa* environ 60 chacun. D'autres comptent entre 15 et 30 espèces : *Guarea*, *Chisocheton*, *Entandrophragma*, *Malleastrum*, *Astrotrichilia*. Mais, pour les trois quarts, les genres de *Meliaceæ* sont paucispécifiques et comptent de 1 à 5 espèces. Les études de structure et de phylogénétique devront nous renseigner sur l'ancienneté de ces genres.

REMARQUES GÉNÉRALES ET RÉSUMÉ

Il est notable que la taxonomie des plantes se pratique presque, aujourd'hui encore, comme si le grand phénomène de l'évolution biologique n'avait pas été découvert. Celui-ci n'intervient guère sinon dans l'esprit du moins dans la conscience du descripteur d'espèces ou de genres; considéré comme relevant de l'hypothèse, il en est même le plus souvent délibérément écarté¹. Le taxonomiste classique pense que les faits doivent imposer l'idée, celle-ci venant *a posteriori*, et nous en serions encore à l'étape préalable d'accumulation des faits bruts, allant jusqu'à tenter parfois, dans les plus récentes démarches de la science, de substituer l'ordinateur à la pensée du botaniste

1. C'est ce qu'exprime, semble-t-il, mais à sa manière idéaliste, le Faust de GÖTTE :

« Pour connaître et décrire une chose vivante,
On cherche tout d'abord à en chasser l'esprit;
On tient dans sa main les parties,
Ne manque hélas! que l'esprit qui les lie. »

GÖTTE, La Métamorphose des Plantes, Triades, Paris 1975, p. 17.

suspectée par principe d'imprégnation subjective. Or, la science a marché depuis le XVI^e siècle, et d'innombrables idées ont pris rang de fait et ont pu être intégrées dans la loi suprême de l'évolution.

Je pense que la taxonomie moderne doit s'ouvrir à la théorie et comprendre qu'elle s'identifie à la biologie elle-même ce que des développements récents comme la physiologie comparée de la photosynthèse ou celle des protéines, démontre bien.

Au niveau pratique de l'analyse des taxons, et compte tenu des difficultés de toutes sortes dues à l'insuffisance du matériel et des moyens de connaissance, je préconise au moins une condition primordiale : l'orientation biologique. Dans cette orientation, le taxonomiste prendra en compte les acquisitions théoriques de la science. Il ne décrira pas ce qu'il voit, mais le schème théorique de ce qu'il voit. On lui demandera de situer les faits l'un par rapport à l'autre, dans l'espace et dans le temps, et de relier entre eux les niveaux d'intégration.

Nous sommes très loin ici des principes de la taxonomie numérique, non pas en ce qu'elle propose l'utilisation de nouveaux outils, mais dans la mesure où tournée vers la statique elle tranche entre les caractères qu'elle immobilise et isole, efface l'intuition et prétend obtenir de la machine qu'elle résolve les problèmes¹.

Vus sous l'angle syncrétique les faits se relient entre eux, les fonctions s'imposent dans leur unité, le mouvement devient caractère essentiel d'une taxonomie synonyme de taxogénétique.

J'ai tenté d'appliquer, sans dépasser les limites d'une ébauche, les principes de cette méthode, que j'appelle *taxonomie syncrétique*, aux *Meliaceæ*, et l'on a pu voir que je n'ai guère freiné les élans de mon imagination, m'aventurant parfois dans le pur inconnu, mais je dois attirer l'attention avec force sur le fait que la taxonomie syncrétique se définit par son principe d'une part, par ses apports d'autre part. L'hypothèse la plus incontrôlée peut y avoir sa place, à condition de se donner clairement pour telle. Sur le plan des apports, la méthode a conduit à une moisson très positive : découverte de la structure articulée chez le *Neobeguea mahafaliensis*, établissement d'une clé des espèces d'après les modes ontogénétiques, reconnaissance du mécanisme sympodial chez le *Xylocarpus*, hypothèses diverses sur le développement et les apparentements, etc.

BIBLIOGRAPHIE

1. AUBRÉVILLE, A. — Flore forestière de la Côte d'Ivoire, ed. 2 (1959).
2. CORNER, E. J. H. — The Durian theory or the origin of the Modern Tree, Ann. Bot., ser. nov., **13** (52) : 367-414 (1949).
3. HALLÉ, F. & MARTIN, R. — Étude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) Euphorbiacées-Crotonoïdées, Adansonia, ser. 2, **8** (4) : 475-503 (1968).

1. Mais il est sûr, cependant, qu'un jour, quand l'approfondissement biologique aura mieux fait comprendre les caractères, les deux méthodes se rejoindront.

4. HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Paris, Masson (1970).
5. HARMS, H. — in A. ENGLER & K. PRANTL, Die Natürl. Pflanzenfam., ed. 2 (1896) 1961 : 1-183 (1940).
6. KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.-L. & MORAT, Ph. — Flore et végétation de Madagascar, Lehre Cramer (1974).
7. LEROY, J.-F. — Les Acajous de Madagascar (*Khaya* et *Neobeguea*), C. R. Acad. Sc. Paris **246** : 2638-2641 (1958).
8. — Recherches sur les *Meliaceæ* : le *Capuronianthus*, genre nouveau endémique à Madagascar, type de la tribu des *Capuroniantheæ* trib. nov. sous-famille des *Carapoideæ* subf. nov., C. R. Acad. Sc. Paris **247** : 1374-1376 (1958).
9. — Notice Titres et Travaux, II, Paris (1968).
10. — Le genre *Neobeguea* (Méliacée), Journ. Agric. Trop. **27** (5-6) : 232-233 (1970).
11. — Le concept d'une unité de développement et la Taxonomie du genre *Paracoffea* Leroy, C. R. Acad. Sc. Paris **274** : 1682-1685 (1972).
12. — Recherches sur les Rubiacées de Madagascar, *Adansonia*, ser. 2, **14** (1) : 49-52 (1974).
13. — Espèces et spéciation. Remarques à propos du genre *Schizolæna* (*Sarcolænaceæ*), Boissiera **24** : 339-344 (1975).
14. MORAT, Ph. — Les savanes de l'Ouest de Madagascar, Mémoires O.R.S.T.O.M. **18** (1972).
15. PENNINGTON, T. D. & B. T. STYLES. — A generic monograph of the *Meliaceæ*, *Blumea* **22** : 419-540 (1975).
16. PRÉVOST, M.-F. — Architecture de quelques Apocynacées ligneuses, Mém. Soc. Bot. Fr. **114** : 23-36 (1967). Colloque sur la Physiologie de l'Arbre, Paris (1966).
17. STEBBINS, G. L. — Flowering Plants Evolution above the Species Level. Belknap Harvard (1974).
18. VERDCOURT, B. — Remarks on the Classification of the *Rubiaceæ*. Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles **28** : 209-290 (1958).

Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E.
Laboratoire associé n° 218 du C.N.R.S.
Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

ESSAI D'INTERPRÉTATION NOUVELLE DE LA DISTRIBUTION DES DIPTÉROCARPACÉES

par A. AUBRÉVILLE

RÉSUMÉ : Il est rappelé que la famille des Diptérocarpacées se divise en deux sous-familles. l'une africaine, les Monotoïdées, l'autre indo-malésienne, les Diptérocarpoidées. Une explication est proposée de la curieuse répartition de la première. La confirmation par BOUREAU de la découverte de bois fossiles tertiaires de *Dipterocarpoxyton* en Afrique du Nord-Est est rapprochée de la vraisemblable position de l'Inde, pièce détachée du continent africain avant la dérive générale au Crétacé des continents adjacents à l'Afrique. L'Inde était alors comprise entre la côte somalienne et les Seychelles où existent encore des Diptérocarpoidés. Ainsi il est vraisemblable qu'il existait alors une deuxième aire africano-indienne de cette sous-famille, distincte de son centre d'origine indo-malésien habituellement reconnu.

ABSTRACT: *Dipterocarpaceæ* comprise two subfamilies, the African *Monotoideæ* and the Indo-Malesian *Dipterocarpoideæ*. A tentative explanation of the odd distribution of the former is given. BOUREAU's discovery of Tertiary fossil wood of *Dipterocarpoxyton* in N.E. Africa is compared with assumed position of the Indian subcontinent broken from Africa before the Cretaceous general drift of other neighbouring continents. Then India was placed between Somalian coast and Seychelles archipelago where *Dipterocarpoideæ* still exist. Consequently this subfamily probably occupied at that time a second area in Africa and India, distinct from its usually admitted Indo-Malesian cradle.

*
* *

Cette famille se divise en deux sous-familles géographiquement bien délimitées, les Monotoïdées africaines et les Diptérocarpoidées indo-malésiennes. Les premières ne comptent que 2 genres, *Marquesia* (4 esp.) et *Monotes* (48 esp.). Les secondes 15 genres et 500 espèces environ.

DISTRIBUTION DES MONOTOIDÉES (2, 7, 8).

Les *Marquesia* sont de grands arbres, formant parfois des peuplements purs, ou presque, de forêt claire au Katanga et au Kwango, c'est-à-dire aux lisières sud de la forêt dense humide congolaise, sur les confins donc du Zaïre, de l'Angola et du nord de la Zambie. L'aire principale du genre n'atteint pas à l'Ouest l'Océan atlantique, ni à l'Est l'Océan indien; elle est essentiellement centrale. Il faut cependant signaler en dehors de

cette aire, quelques petites aires fragmentaires dans la forêt dense du Gabon et dans la Guinée Espagnole, qui ont un caractère de relictés.

Les *Monotes* sont des espèces de petits arbres communs en Afrique australe, dans les forêts claires et savanes boisées à Légumineuses de l'Angola, du Katanga méridional, de la Zambie, qui s'étendent au Mozambique jusqu'à l'Océan indien et même dans le sud de Madagascar (1 esp. *M. mada-gascariensis*). Leur aire s'étend de part en part de l'Afrique australe, entre les deux Océans, au sud de la forêt dense congolaise, dans une bande écologiquement semi sèche. Une seule espèce *M. kerstingii* est complètement détachée de l'aire principale, formant dans l'hémisphère nord, une bande relativement étroite depuis le Mali à l'Ouest jusqu'au Soudan à l'Est, n'atteignant pas à ses extrémités les deux Océans atlantique et indien. Elle est sensiblement parallèle à la lisière septentrionale de la forêt dense humide guinéo-congolaise dont elle se tient éloignée sous un climat soudanais demi-sec. Les deux aires nord et sud du genre *Monotes* sont complètement séparées. Nous proposerons plus loin une explication de cette disjonction entre une seule espèce septentrionale et un ensemble austral de plus de 40 espèces, toutes espèces écologiquement bien adaptées aux climats semi-secs des savanes boisées et forêts claires africaines.

Aucune Monotoïdée n'a été signalée en Asie. En Europe, plusieurs fossiles de Monotoïdées tertiaires ont été reconnus dont les déterminations sont encore contestées (7, 8, 10). Citons *Woburnia porosa* Stopes (1912), bois fossile du crétacé inférieur dans le Bedfordshire (Angleterre). KRÄUSEL (1922) et SCHWEITZER (1958) le nomment *Dipterocarpoxyylon parosum*. BANCROFT fait de sérieuses réserves sur cette identification (1933). HARRIS (1956) et HUGHES (1961) expriment également leurs doutes. GOTHAN & WEYLAND (1964) reconnaissent des fruits du tertiaire de Rhénanie, Suisse et Autriche. Mais GOTTWALD & PARAMESWARAN ne sont pas convaincus (1966).

Plus extraordinaire serait la découverte de WOLFFE (1969) d'une Diptéropacée dans la flore tropicale éocène de l'Alaska. BOUREAU (8) discute aussi ces déterminations, mais semble admettre la réalité de la présence du genre *Monotes* dans le Crétacé et le Tertiaire européen.

Les distances considérables qui séparent les aires des Monotoïdées vivantes, et plus généralement les Diptéropacées asiatico-malésiennes des fossiles européens, sans intermédiaires reconnus, en Afrique du nord particulièrement, autorisent a priori le scepticisme. Cependant des interprétations sont possibles que nous avons déjà exposées du point de vue général de l'Afrique tropicale (4), en application de notre théorie de l'origine polytopique des Angiospermes (5). Nous pouvons concevoir que les centres d'origine des Monotoïdées tertiaires et plus anciennes soient européens et cela expliquerait la curieuse répartition de la sous-famille en Afrique.

Les Monotoïdées à l'Eocène, selon nous, auraient envahi toute l'Afrique alors que la bande équatoriale avec son cortège de flore humide était située à la hauteur de l'Europe. Puis en rapport avec le déplacement de la Pangée vers le nord-est, le mouvement de forêt dense humide vers le sud au travers

de l'Afrique septentrionale, aurait amené l'extinction plus ou moins complète de la flore sèche prétablie au Sahara, et la destruction en particulier des Monotoïdées, ne laissant en place que l'ancêtre de l'actuel *Monotes kerstingii*. Ces déplacements nord-sud amenèrent la bande équatoriale sur sa position présente, et épargnèrent l'Afrique australe qui conserva donc la richesse floristique initiale de sa flore sèche. Les *Marquesia* en particulier furent repoussés sur les lisières sud de la bande équatoriale; cependant quelques éléments résistèrent à l'assaut de la forêt dense humide, et se maintinrent en place à l'état des vestiges que nous observons encore au Gabon. Ainsi peut s'expliquer la curieuse répartition des Monotoïdées en Afrique, qui n'est d'ailleurs qu'un cas particulier de toute la flore de l'Afrique semi-sèche.

DISTRIBUTION DES DIPTÉROCARPOIDÉES.

La concentration de leurs genres et nombreuses espèces en Indo-malésie est un fait remarquable. Souvent leurs espèces de grands arbres entrent dans les forêts équatoriales asiatico-malésiennes pour des parts très importantes du peuplement des futaies. Elles y remplacent les Légumineuses de la forêt africaine. Les plus hautes concentrations (12) s'observent à Bornéo (13 g., 276 esp.), et dans la zone malésienne à l'extrémité de la péninsule malaise (14 g., 168 esp.). A l'Ouest de la ligne Wallace, la fréquence reste très élevée aux Philippines, Sumatra, Indo-Chine, Siam, Birmanie. Elle diminue très sensiblement dans l'Inde (6 g., 14 esp.), mais curieusement redevient très forte dans l'île de Ceylan (10 g., 44 esp.). La limite nord de l'aire générale suit les soubassements de la chaîne de l'Himalaya, puis elle suit, un peu en retrait, les frontières de l'Assam, de la Birmanie et de

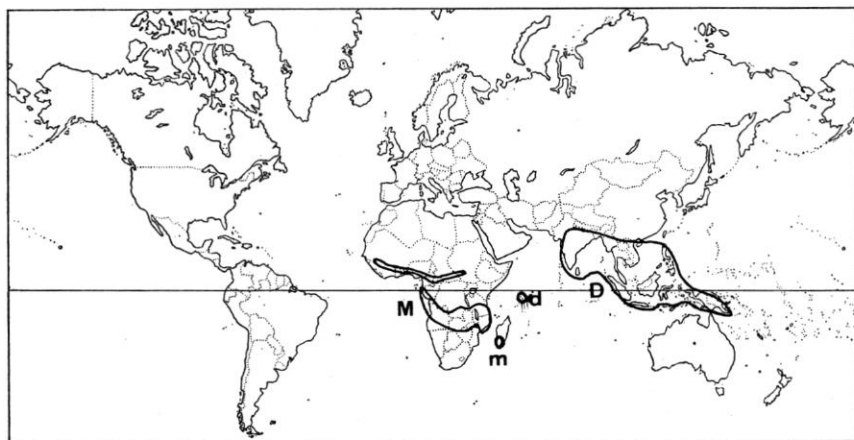


Fig. 1. — Distribution des Diptérocarpacées : M, m, Monotoïdées; D, d, Diptérocarpoïdées.

l'Indo-Chine. Elle ne pénètre pas en Chine, sauf rares exceptions dont une espèce de *Vatica* dans l'île chinoise de Hainan. La poussée des Diptérocarpoïdées ne s'est pas faite vers le nord. Ce sont des espèces strictement équatoriales et tropicales. En revanche, attirées par le climat tropical de la Mélanésie, elles ont franchi vers l'Est la ligne Wallace. En Nouvelle-Guinée, à l'extrême Est de l'aire, on ne compte plus que 3 genres et 5 espèces. Elles n'existent pas en Australie.

Il apparaît que cette forte densité indo-malésienne, désigne tout naturellement la place du centre d'origine de la sous-famille en Malésie (Bornéo-, Sumatra, Péninsule malaise). Un autre argument essentiel se trouve dans le fait que des fossiles tertiaires ont été trouvés à l'intérieur de la zone actuelle de la sous-famille. Des listes de nombreux fossiles d'âge mi-tertiaire à quaternaire relatifs à 4 genres, ont été présentés par BANCROFT (1933), SCHWEITZER (1958), et récapitulés par LAKHAMPAL (10). Il est donc évident que les Diptérocarpoïdées étaient déjà abondantes au Tertiaire sur les mêmes aires qui portent les actuelles forêts indo-malésiennes. Des botanistes comme TAKHTAJAN, A. C. SMITH, VAN STEENIS, ont tiré de ces faits la conclusion que le climat de l'Indo-Malésie était demeuré tropical depuis le Tertiaire, et c'est une explication de la richesse de la flore indo-malésienne. Sur cette stabilité climatique nous nous sommes également appuyé pour établir notre théorie de la rotation de la Pangée autour d'un axe situé précisément vers l'Indo-Malésie.

A l'Ouest, dans l'Inde, la concentration des Diptérocarpoïdées diminue avec 6 genres et 14 espèces, exception faite de Ceylan (10 g., 44 esp.). La migration de la sous-famille depuis l'Indo-Malésie vers l'Inde paraît évidente. Elle a été relevée par BLASCO & LEGRIS (6). Cependant la richesse en genres de Ceylan, dont 4 endémiques, demeure assez étonnante, même si on l'explique par un isolement relatif de l'île, fût-il très ancien.

A rapprocher de ce fait la présence dans une île des Seychelles en plein Océan indien, plus proche de Madagascar que de l'Inde, d'un genre *Vateriopsis* très proche du *Vateria* indien, à une seule espèce *V. seychellarum*. Le genre *Vateria* est endémique dans le sud-est de l'Inde et à Ceylan. On peut évoquer pour sa présence dans l'île des Seychelles une migration très aléatoire par voie océanique, explication facile que nous ne retiendrons pas. Il nous semble préférable d'admettre que les Seychelles étaient autrefois en contact avec la côte du sud-est de l'Inde tertiaire, et cela nous donne un point pour tracer avec vraisemblance cette côte de l'Inde tertiaire.

Finalement la répartition et l'origine des Diptérocarpoïdées qui d'abord ne paraissait pas poser de problèmes, n'est probablement pas si simple. D'ailleurs d'autres hypothèses ont déjà été proposées par des botanistes insatisfaits. CROIZAT (9), ASHTON (1) croient en une origine gondwanienne, à l'Ouest donc de l'aire actuelle, et à une migration ultérieure vers l'Indo-Malésie.

Très importantes nous paraissent être les découvertes de fossiles tertiaires de Diptérocarpoïdées en Afrique orientale : BANCROFT (1933) près du Mont Elgon, CHIARUGI (1933) des Somalies, attribués à *Dipterocarpoxydon africanum*; SEWARD (1935) des grès nubiens d'Égypte, deux

Dipterocarpophyllum (*D. humei* et *D. zeraibense*); LEMOIGNE, bois de Diptérocarpacées d'Éthiopie. BOUREAU m'a affirmé qu'il ne s'agissait pas de Monotoïdées, mais bien de Diptérocarpoïdées. Ce sont les premières Diptérocarpoïdées reconnues en Afrique, non loin de l'aire des Monotoïdées. Ainsi l'aire des Diptérocarpoïdées tertiaires se serait étendue à l'Afrique orientale alors qu'aucune espèce vivante de cette sous-famille n'a jusqu'à présent été signalée en Afrique.

Cela nous conduit à examiner la position pangéenne de l'Inde et de Ceylan son satellite. Il semble admis que la péninsule indienne était accolée à l'Afrique continentale, avant sa dérive vers l'Asie au Crétacé. L'Inde était alors une fraction du Gondwana. Pour des raisons phytogéographiques nous considérons que l'Inde était connectée avec l'Afrique à hauteur des Somalies, de même que Madagascar. Cet ensemble de la pointe Est de l'Afrique orientale, de l'Inde et de Madagascar prolongeait l'Afrique dans l'Océan indien. La flore indienne a des affinités évidentes avec celles de l'Afrique (3).

Cela nous amène à faire un rapprochement entre les Diptérocarpoïdées fossiles de l'Afrique orientale et celles de l'Inde tertiaire et de Ceylan, et d'envisager une aire tertiaire qui inclurait par ailleurs les Seychelles où

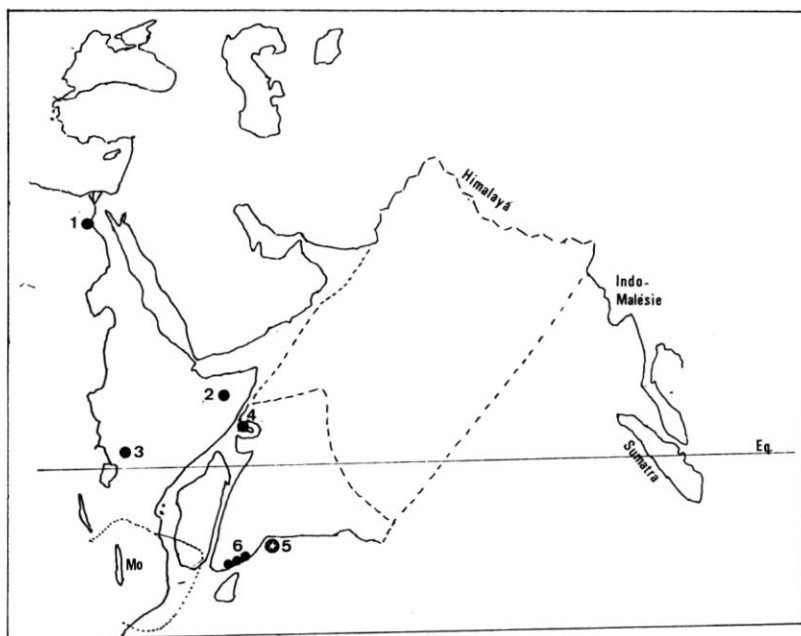


Fig. 2. — Croquis de la répartition des fossiles de Diptérocarpoïdées et de la position présumée de l'Inde et de Madagascar avant leur dérive : 1, Fossile des grès nubiens de *Dipterocarpophyllum* Seward, Égypte; 2, *Dipterocarpoxydon africanum* Chiarugi des Somalies; 3, *Dipterocarpoxydon africanum* Bancroft au Mt. Elgon; 4, *Dipterocarpoxydon malavii* Ghosh et Ghosh de Kutch (Inde); 5, *Vateria Seychellana* (*Vateriaopsis*); 6, Fossiles des grès de Cuddalore (Sud de l'Inde); Mo, Limite Est de l'aire des Monotoïdées.

subsiste un *Vateria* (ou *Vateriopsis*) genre indien. Nous sommes donc conduit à envisager la possibilité d'un centre d'origine tertiaire gondwanien de la sous-famille. En dériverait la flore des Diptérocarpoïdées actuelles de Ceylan, notamment celle des genres endémiques ceylanais, et celle du sud de l'Inde. Il faut noter au surplus la présence dans la région de Kutch d'un bois fossile de *Dipterocarpoxyton* (*D. malavii* Ghosh & Ghosh, 1959) qui pourrait être une trace fossile de la connection tertiaire du N-W de l'Inde avec la Somalie (point 4 sur notre croquis).

L'existence possible d'un centre tertiaire africano-indien des Diptérocarpoïdées n'exclut pas la vraisemblance d'un autre centre laurasien indomalésien, chacun des deux centres étant isolé et séparé de l'autre par la Téthys. La sous-famille aurait donc eu deux aires à l'origine, l'une gondwanienne, l'autre laurasienne. Les échanges de leurs flores, avant le soulèvement himalayen, auraient pu se faire par la rive nord de la Téthys, mais cela attendra pour être prouvé, la découverte de nouveaux fossiles.

Je remercie M^{me} G. MAURY pour les références bibliographiques qu'elle m'a communiquées.

BIBLIOGRAPHIE

1. ASHTON, P. S. — Speciation among tropical forest trees, some deductions in the light of recent evidence, *Biol. J. Linn. Soc.* **1** (1969.)
2. AUBREVILLE, A. — Flore forestière soudano-guinéenne. A.O.F. Cameroun. A.E.F., ed. 1 (1950), ed. 2 (1975).
3. — Végétation et Flore comparées dans l'Inde et l'Afrique tropicale, *Adansonia*, ser. 2, **4** (2) : 208-215 (1964).
4. — Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines, *Adansonia*, ser. 2, **15** (1) : 31-56 (1975).
5. — Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiqes tropicales, *Adansonia*, ser. 2 (sous presse).
6. BLASCO & LEGRIS. — Les migrations de flore en Inde et l'évolution, *C. R. Congr. Soc. Sav. Toulouse* (1971).
7. BOUREAU, Ed. — A propos de la répartition des *Dipterocarpaceæ* fossiles, *C. R. Soc. Biogéo.* (1957).
8. BOUREAU, Ed. & TARDIEU, M. L. — Répartition géographique des *Dipterocarpaceæ* vivantes et fossiles, *C. R. Soc. Biogéo.* (1955).
9. CROIZAT, L. — Manual of phytogeography (1952).
10. LAKHANPAL, R. N. — Geological history of the *Dipterocarpaceæ*, *Symp. Origine et Phytogéo. of Angiosperms*, Birbal Sahni Institute of Paleobotany, Lucknow (1974).
11. PRAKASH & AWASTHI. — Fossil woods from the tertiary of eastern India, *The Palaeobotanist*, Lucknow (1969).
12. SYMINGTON, C. F. — Forester's manual of Dipterocarps, *Malayan forest records* (1941).

NOTES CYPÉROLOGIQUES :

27. IDENTIFICATION DE DEUX *SCLERIA* DE POIRET

par J. RAYNAL

RÉSUMÉ : L'examen des types de *Scleria distans* Poir. et *Scleria mucronata* Poir., matériel demeuré méconnu des récents monographes du genre, les fait identifier respectivement à *Scleria nutans* Willd. ex Kunth et à *S. cubensis* Böck.; ces deux noms, postérieurs à ceux de POIRET, doivent être remplacés.

ABSTRACT: Examination of types of *Scleria distans* Poir. and *S. mucronata* Poir., two collections unrecognized by recent authors, leads to their identification as *Scleria nutans* Willd. ex Kunth and *S. cubensis* Böck. These last names become later synonyms and must be replaced.

*
* *

1. IDENTITÉ DE *SCLERIA DISTANS* POIR.

Les *Scleria* sect. *Hypoporum* du groupe de *S. hirtella* Sw. comptent des espèces d'aspect très homogène, souvent confondues, de délimitation difficile variant au gré des auteurs. Ces plantes vivent dans les régions de savanes des deux côtés de l'Atlantique, fréquentant, souvent en mélange, les marais herbeux ou les abords de mares temporaires peu profondes sur cuirasses latéritiques et dalles rocheuses ensoleillées. Plusieurs d'entre elles ont été récoltées dès les premiers temps de l'exploration botanique tropicale, et décrites dès la fin du XVIII^e siècle.

Toutes les conditions se trouvaient ainsi réunies pour que ce groupe taxonomique puisse connaître une intense et durable confusion, établie dès le début du XIX^e siècle par des auteurs qui, en l'absence du matériel original, ont interprété à leur façon les descriptions trop succinctes des taxons les plus anciens. Seuls des travaux modernes, fondés à la fois sur une taxonomie biologique prenant en considération la variation intra-spécifique, et sur une nomenclature précise impliquant recherche et examen critique des types, pouvaient clarifier une situation très confuse. La révision des *Scleria* américains de CORE (2) devait constituer un très appréciable premier pas dans cette voie, mais c'est ROBINSON (7, 8) qui, confronté avec les problèmes posés par le groupe en Afrique, a minutieusement reconstitué l'histoire de chacun des taxons, étudiant lui-même les spécimens originaux

et la possible variabilité de chaque entité. Il établit ainsi la véritable identité de *Scleria hirtella* Swartz, espèce annuelle, dont le nom était appliqué par erreur depuis un siècle à une espèce rhizomateuse vivace, *S. nutans* Willd. ex Kunth, commune tant en Amérique qu'en Afrique.

Malheureusement, dans sa recherche des spécimens originaux, ROBINSON s'est parfois fié à des échantillons autres que les holotypes. Dans le cas de spécimens anciens, à l'étiquetage souvent très sommaire, et dans le cas d'un groupe taxonomique aussi confus aux espèces souvent récoltées en mélange, cette procédure comportait des risques auxquels ROBINSON n'a pu échapper : il cite ainsi (7, 8) comme type de *Scleria interrupta* L. C. Rich. un échantillon « Richard s.n. in Willdenow 17327, B », et comme type de *Scleria distans* Poir. un « Desfontaines s.n., Porto Rico, in Willdenow 17328, B ». Il ne s'agit évidemment pas des holotypes, et il n'est même pas certain que WILLDENOW ait bien reçu des parts des récoltes originales, dues respectivement non pas à RICHARD et DESFONTAINES, mais bien à LEBLOND et LEDRU, et conservées à l'herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle (P), que, malheureusement, ROBINSON n'a pas consulté à cet effet.

Le type de *Scleria interrupta* L. C. Rich. ne pose aucun problème; c'est une récolte homogène, dont toutes les infrutescences présentent des akènes profondément sculptés, trabéculés-tuberculés (c'est-à-dire dont l'ornementation consiste en mailles surélevées plus ou moins quadrangulaires, les « murs » étant rehaussés en tubercule à leur point de jonction, surtout à la partie supérieure de l'akène). Cette ornementation est bien celle observée par ROBINSON sur l'échantillon de Berlin, qui, sans doute, est bien un double adressé à WILLDENOW par RICHARD. Il faut remarquer que l'ornementation ne correspond pas à la description faite par CORE (2), qui oppose *S. interrupta* (« achene sparsely tuberculate ») à *S. pinetorum* Britton (« achene deeply muricate-reticulate »); il rejette ainsi l'opinion de KÜENTHAL (3) pour qui ces deux taxons sont conspécifiques. A plusieurs reprises (*l.c.*, pp. 9, 14, 24) CORE insiste sur l'ornementation éparse et légère de son *S. interrupta*. Mais le type de RICHARD, non vu par CORE, a des akènes profondément sculptés, et corrobore par conséquent l'opinion de KÜENTHAL. Les spécimens cités par CORE pour son *S. interrupta*, que je n'ai pas vus, sont sans doute semblables à certains échantillons conservés à Paris, provenant essentiellement de Guyane et généralement récoltés en mélange avec le vrai *S. interrupta*. Leur akène présente de rares tubercules aigus pointant sur un fond lisse. Cet aspect, exactement intermédiaire entre celui des *S. hirtella* et *S. interrupta*, ne constitue pas pour autant une gamme de formes intermédiaires reliant de façon continue les deux espèces et permettant de douter, comme le fait ROBINSON, de leur valeur. Ces échantillons intermédiaires pourraient très aisément résulter d'hybridation; il ne m'a pas paru nécessaire pour l'instant de leur attribuer un statut nomenclatural formel.

Le type de *Scleria distans* Poir. est un mélange, en proportions très inégales, de deux espèces, et pose par conséquent un problème d'inter-

prétation. La récolte originale, effectuée en 1797 à Porto Rico par LEDRU, se répartit aujourd'hui à Paris sur 5 feuilles d'herbier différentes :

1. Herbier POIRET (aujourd'hui dans l'herbier général) : une inflorescence unique, aux épillets hirsutes et réfléchis. L'étiquette est entièrement de la main de POIRET : « *Scleria distans* encyclop. /valde differe videtur a *Scler. ciliata* /mich. flor. amer. /porto ricco, savannes marécageuses /dedit Ledru ».

2. Herbier POIRET (id.) : une autre inflorescence unique, à épillets glabrescents dressés. Étiquette d'une main inconnue (LEDRU?), sur laquelle POIRET a ajouté « *Scleria distans* encycl. ».

3. Herbier LAMARCK (P-LA) : inflorescence unique, semblable au n° 1 ; étiquette portant, de la main de LAMARCK, « de porto-rico /le Dru », et de celle de POIRET « *Scleria distans* Dict. ».

4. Herbier d'Adrien de JUSSIEU (aujourd'hui dans l'herbier général) : deux tiges fleuries ; l'une, semblable au n° 1, encore insérée dans une étiquette manuscrite « *Scleria ciliata* Michaux /n° 110 Porto-rico. Le Dru, 1797 » ; l'autre, semblable au n° 2, sans étiquette.

5. Herbier général dès l'origine : une feuille rassemble ce qui constituait sans aucun doute le gros de la récolte de LEDRU : 15 inflorescences. L'étiquette porte « *Scleria distans* poiret. Encyclop. », d'une écriture qui, d'après une note de SPACH, serait celle de POIRET, mais cela paraît assez douteux. Des 15 inflorescences, 14 sont semblables à l'échantillon n° 1, une seule au n° 2.

L'identification des deux espèces en présence est très aisée : le n° 1, représenté au total par 17 inflorescences, correspond à la plante à épillets hirsutes réfléchis, vivace, commune en Amérique et en Afrique et dénommée depuis le travail de ROBINSON *Scleria nutans* Willd. ex Kunth. Les bases manquent complètement à la récolte de LEDRU, mais les akènes de cette espèce offrent une particularité à laquelle les auteurs semblent avoir porté peu d'attention : les « pores », cavités à la base de chaque face de l'akène trigone au-dessus de la bande représentant le disque hypogyne, très visibles chez les espèces annuelles du groupe, sont chez *S. nutans* totalement colmatés et pas ou très peu visibles. En outre c'est la seule espèce américaine à épillets réfléchis.

L'espèce de l'échantillon n° 2, dont on trouve au total seulement 3 tiges, est l'annuelle glabrescente constamment dénommée *S. distans* depuis au moins un siècle, et dont la forme typique (*S. distans sensu* CORE), à feuilles glabres, se rencontre de Cuba à la Guadeloupe. Les épillets ne sont pas réfléchis, les glumes ne portent que quelques cils épars sur la nervure médiane, les akènes, lisses, présentent à leur base des pores très caractérisés.

La part de l'herbier WILLDENOW indiquée par erreur par ROBINSON comme type de *Scleria distans* Poir. est sans doute, d'après la description de ROBINSON, une quatrième inflorescence conspécifique de l'échantillon n° 2, probablement envoyée par DESFONTAINES à WILLDENOW, d'où l'étique-

tage; mais ceci n'est qu'une présomption, et rien ne prouve que ce n° 17328 de l'herbier WILLDENOW représente bien une part du matériel original.

De toute évidence, POIRET, en présence de ce matériel reçu sous le nom erroné de *Scleria ciliata* Michx., s'est attaché à le différencier de cette espèce, chose aisée; mais son hétérogénéité lui a échappé, et il n'a pas distingué ses deux composantes à vrai dire très affines; elles partagent de nombreux caractères, et, dans son ensemble, la description faite par POIRET (6) convient aussi bien à l'une qu'à l'autre; des caractères spécifiques distinctifs l'un n'est pas disponible (souches); d'autres n'ont pas été remarqués par POIRET (épillet réfléchis ou non, akènes avec ou sans pores). Un seul caractère diagnostique est décrit : « bractées... fortement ciliées »; ce caractère qualifie visiblement bractées et glumes de *Scleria nutans*, et non celles de *S. distans* auct., qui sont seulement éparsement poilues.

Étant donné la prédominance numérique du matériel de *S. nutans*, il est tout naturel que la description originale de POIRET s'applique mieux à ce taxon. Sur le plan nomenclatural les conséquences sont regrettables, car il devient ainsi impossible de choisir un lectotype stabilisant l'emploi du binôme *S. distans*. De plus, *Scleria distans*, devenant synonyme de *S. nutans*, a la priorité, et doit être substitué à ce nom restauré par ROBINSON il y a peu d'années mais déjà largement en usage dans différents travaux (en particulier la Flora of West Tropical Africa, ed. 2 : 5).

Je désigne donc comme lectotype de *Scleria distans* Poir. l'échantillon de l'herbier POIRET ci-dessus numéroté 1. L'échantillon 3 et, en partie, les échantillons 4 et 5, sont des isolectotypes; l'échantillon 2 est exclu du matériel-type.

Finalement, on remarquera que, fort curieusement, les deux noms *Scleria hirtella* Sw. et *S. distans* Poir. ont subi un sort étonnamment semblable quoique inverse, un chassé-croisé qui a fait attribuer à la plante annuelle le nom de l'espèce vivace et vice versa; ROBINSON n'avait, en fait, corrigé que l'une des deux erreurs.

*
* *

2. — APPLICATION DU NOM *SCLERIA HIRTELLA* Sw.

ROBINSON a démontré que *Scleria hirtella* Sw. était une espèce annuelle; le matériel-type de SWARTZ a des akènes lisses, mais, d'après ROBINSON, certaines parts montrent une certaine tendance à un léger relief. S'appuyant sur les reliefs divers observés dans le matériel américain de l'herbier WILLDENOW, ROBINSON conclut que ce caractère d'ornementation, qu'il utilise pourtant abondamment dans les espèces africaines du genre, n'a pas valeur spécifique dans ce cas précis. Il conclut à la conspécificité, sous le nom de *S. hirtella* Sw., des *S. distans* et *S. lindleyana* C.B. Cl. (akène lisse), et des *S. interrupta* L.C. Rich. et *S. tricholepis* Nelm. (akène fortement réticulé-tuberculé).

La révision de la totalité du matériel américain de ce groupe dans

l'herbier de Paris ne me permet pas d'arriver à cette conclusion d'ailleurs *a priori* surprenante : il était difficile d'admettre que ce groupe de *Scleria*, diversifié en Afrique de façon telle que les espèces, généralement bien définies, sont pourtant dans certains cas de détermination difficile, ait, en Amérique, produit une seule espèce très polymorphe. En réalité on peut distinguer dans le matériel d'Amérique tropicale les espèces à akène lisse de celles à akène sculpté (*S. interrupta*, *S. verticillata*); la seule distinction effectivement contestable est celle entre *S. distans sensu* Core (feuilles glabres, glumes glabrescentes, des Antilles) et *S. lindleyana* C.B. Clarke (toute la plante poilue, d'Amérique méridionale). Premièrement la séparation géographique des deux taxons n'est pas aussi nette que le dit CORE; des individus intermédiaires difficilement classables existent, et les deux taxons me paraissent conspécifiques, pouvant prétendre tout au plus à un rang infraspécifique. Par contre *Scleria interrupta* L.C. Rich. me semble suffisamment distinct et constant pour constituer une bonne espèce; l'existence d'individus — souvent récoltés mélangés à l'une des autres espèces — pourvus d'akènes lisses avec seulement quelques tubercules me paraît résulter d'hybridations sans doute aisées entre espèces sympatriques et taxonomiquement aussi proches.

Reste le problème de l'identité de la plante africaine nommée par NERMES *S. tricholepis*, et amalgamée par ROBINSON à l'annuelle américaine *S. hirtella*. Si cette dernière a des fruits lisses, le nom ne peut convenir à la plante africaine, aux akènes constamment réticulés-tuberculés, de façon d'ailleurs assez variable dans le détail, plus variable que le *S. interrupta* américain et présentant en général un dessin différent, aux lignes festonnées et non horizontales. On peut donc se demander s'il ne conviendrait pas de rétablir à la plante africaine un statut spécifique distinct. Cependant l'examen attentif d'un abondant matériel africain me fait renoncer à cette possibilité, certains échantillons s'écartant du type africain moyen pour ressembler de façon plus nette aux spécimens américains. Je maintiens donc, pour les échantillons annuels plus ou moins poilus et à akène réticulé, un taxon amphi-atlantique dénommé *S. interrupta* L.C. Rich.

Les synonymies s'établissent désormais comme suit :

***Scleria distans* Poir., Enc. Méth., Bot. 7 : 4 (1806), excl. auct. subsequ.**

- *Scleria interrupta* MICHX., Fl. Bor. - Am. 2 : 168 (1803), non L. C. RICH. 1792. Type : Michaux s.n., U.S.A., P!
- *Hypoporum interruptum* (MICHX.) TORR., Ann. Lyc. N.Y. 3 : 382 (1836).
- *Cenchrus hirsutus* SPRENG., Neue Entdeck. 3 : 15 (1822). Loc. typ. : Hispaniola.
- *S. nutans* WILLD. ex KUNTH, Enum. Pl. 2 : 351 (1837); E. A. ROBINSON, Kirkia 4 : 179 (1964); D. NAPPER, in HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 3 (2) : 344 (1972). Type : *Humboldt s.n.*, Venezuela (holo-, B; iso-, P!).
- *Hypoporum nutans* (WILLD. ex KUNTH) NEES, in MART., Fl. Bras. 2 (1) : 170 (1842).
- *Scleria cenchroides* KUNTH, l.c. : 352 (1837). Type : *Drège 4365*, Afrique du Sud (iso-, P! K).
- *S. mollis* KUNTH, l.c. : 352 (1837). Type : *Sellow s.n.*, Brésil (iso-, K).
- *S. michauxii* CHAPM., Fl. S.U.S. : 532 (1860). Fondé sur *S. interrupta* Michx. non L. C. Rich.
- *S. hirtella* var. *pauciciliata* BRITT., Ann. N.Y. Ac. Sc. 3 : 236 (1885).

- *S. humilis* BRITT., l.c. : 235 (1885).
- *Hypoporum humile* NEES, Linnæa 9 : 303 (1834), nom. nud.
- *Scleria bojeri* C. B. CLARKE, in DUR. & SCHINZ, Consp. Fl. Afr. 5 : 669 (1895), nom. nud.
- *S. hirtella* auct. mult. non Sw.

TYPE : *Ledru 110 p.p.*, Porto Rico (holo-, P!; iso-, P!, ? B).

Scleria hirtella Swartz, Prodr. Veg. Ind. Occ. : 19 (1788); Fl. Ind. Occ. 1 : 93 (1797); E. A. Robinson, Kirkia 4 : 176 (1964), p.p., excl. pl. afr.

- *Carex hirtella* (Sw.) GMEL., Syst. Nat. 2 : 138 (1791).
- *S. lindleyana* C. B. CLARKE, Bull. Misc. Inf., add. ser. 8 : 56 (1908). Type : *Salzmann s.n.*, Brésil (lecto-, K; iso-, P!).
- *S. hirta* WILLD. ex KUNTH, En. Pl. 2 : 352 (1837), nom. inval. in syn., quoad specim. Willd. 17329.
- *S. distans* auct. mult. non POIR.

TYPE : Swartz s.n., Jamaïque (holo-, BM; iso-, B, M, S).

Scleria interrupta L. C. Rich., Act. Soc. Hist. Nat. Paris 1 : 113 (1792).

- *Hypoporum interruptum* (L. C. RICH.) NEES, Linnæa 9 : 303 (1834).
- *Scleria distans* var. *interrupta* (L. C. RICH.) KÜK., Rep. Sp. Nov. 23 : 214 (1926).
- *S. melanotricha* var. *glabrior* C. B. CL., in THIS.-DYER, Fl. Trop. Afr. 8 : 496 (1902). Type : *Scott Elliot 4187*, Sierra Leone (holo-, K).
- *S. pinetorum* BRITTON, Bull. Torr. Bot. Cl. 42 : 492 (1915); CORE, Brittonia 2 (1) : 24 (1936). Type : *Wilson 1724*, Cuba, NY.
- *S. tricholepis* NELMES, Bull. Misc. Inf. 1955 (3) : 447 (1956). Type : *Jones 194*, Sierra Leone (holo-, K).
- *S. tenuiflora* WILLD. ex KUNTH, En. Pl. 2 : 353 (1837), nom. inval. in syn., quoad specim. Willd. 17331.
- *S. hirtella* auct. non Sw. : E. A. ROBINSON, Kirkia 4 : 176 (1964), p.p., quoad pl. afr. : Kew Bull. 18 (3) : 499 (1966), excl. syn. nonnull. ; D. NAPPER, in HUTCH. & DALZ., Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 3 (2) : 344 (1972).

TYPE : *Leblond s.n.*, Guyane française (holo-, P!; iso-, P!, B).

*
* *

3. — IDENTITÉ DE *SCLERIA MUCRONATA* POIR.

Un autre changement nomenclatural de moindre portée est provoqué par l'identification du type de *Scleria mucronata* Poir. Son auteur déjà « ignore le lieu natal de cette plante », qu'il « soupçonne originaire des Indes (v.s. in herb. Lam.) ».

L'holotype est en effet toujours dans l'herbier LAMARCK, et ne porte aucune indication d'origine; il s'accompagne d'un isotype, fragment d'inflorescence conservé par POIRET dans sa collection personnelle, aujourd'hui dans notre herbier général.

Le matériel appartient au subgen. *Ophryoscleria*, complètement absent d'Asie, et s'identifie sans difficulté à *Scleria cubensis* Böck., des Antilles.

Cette détermination m'a permis après coup de rapprocher le type de *Scleria mucronata* d'un échantillon de l'herbier général, provenant de l'herbier d'Adrien de JUSSIEU : sur la même feuille sont montés : une tige de *S. cubensis* récoltée à Porto Rico en 1797 (*Ledru* 83), et une tige de *Scleria pterota* ayant peut-être la même origine. Les seules récoltes en provenance à cette époque des grandes Antilles et conservées dans l'herbier LAMARCK étant dues à LEDRU, ces différents échantillons de *Scleria cubensis* représentent quasi-certainement des parts d'une même récolte de LEDRU. Leur rapprochement autorise ainsi à localiser à Porto Rico le type de *Scleria mucronata*.

Le genre *Scleria* n'a jamais fait l'objet d'une révision d'ensemble à l'échelle mondiale; c'est sans doute la raison pour laquelle le nom *Scleria mucronata*, assorti de sa fausse localisation originelle, n'a jamais été repris ni même discuté au XX^e siècle. Seul SPRENGEL (9, p. 381), l'assimilant à *Scleria mitis*, s'approche de la vérité; il n'est pas sans intérêt de noter que c'est sous ce nom que JUSSIEU avait classé le matériel de LEDRU. Mais, plus tard, KUNTH, suivi par STEUDEL, se contentent de classer *Scleria mucronata* dans les espèces douteuses de l'Ancien Monde. Ensuite, c'est sauf erreur, le silence le plus complet sur ce nom dont, aujourd'hui, la restauration n'affecte qu'un territoire limité et un petit nombre d'échantillons.

***Scleria mucronata* Poir., Encyc. Méth. Bot. 7 : 3 (1806).**

- *S. cubensis* BÖCK., Cyp. Nov. 2 : 42 (1890), *syn. nov.* ; CORE, Brittonia 2 (1) : 44 (1936). Type : *Eggers 5113*, Cuba (iso-, P!).
- *S. microcarpa* var. *subciliata* C. B. CLARKE, Symb. Ant. 2 : 149 (1900). Fondé sur *S. cubensis* Böck.
- *S. catalinae* BRITT., Bull. Torr. Bot. Cl. 42 : 489 (1915). Type : *Van Hermann 3272*, Cuba (holo-, NY).
- *S. microcarpa* auct. non NEES : GRIS., Cat. Pl. Cub. : 248 (1866), *p.p.*

TYPE : *Ledru 83 p.p.*, Porto Rico (holo-, iso-, P!).

BIBLIOGRAPHIE

1. BÖCKELER, O. — Beiträge zur Kenntnis der Cyperaceen. II. *Cyperaceæ novæ*, 43 p. (1890).
2. CORE, E. L. — The American species of *Scleria*, Brittonia 2 (1) : 1-105 (1936).
3. KÜKENTHAL, G. — *Cyperaceæ novæ vel criticæ imprimis antillanæ*, Rep. Sp. Nov. 23 : 183-222 (1926).
4. KUNTH, C. S. — Enumeratio Plantarum 2, 592 p. (1837).
5. NAPPER, D. — *Scleria*, in HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., Flora of West Tropical Africa, ed. 2, 3 (2) : 338-346 (1972).
6. POIRET, J. L. M. — Encyclopédie Méthodique, Botanique 7, 731 p. (1806).
7. ROBINSON, E. A. — Notes on *Scleria* : III. *Scleria hirtella* Sw. and some allied species : a transatlantic group, Kirkia 4 : 175-184 (1964).
8. — — A provisional account of the genus *Scleria* Berg. (*Cyperaceæ*) in the 'Flora Zambesiaca' area, Kew Bull. 18 (3) : 487-551 (1966).
9. SPRENGEL, C. — Systema Vegetabilium, ed. 16, 3, 936 p. (1826).

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

NOTES CYPÉROLOGIQUES :

28. COMPLÉMENTS SUR LE GENRE *RIKLIELLA* J. RAYN.

par E. GOVINDARAJALU & J. RAYNAL

RÉSUMÉ : Le genre paléotropical de *Cyperoideæ-Cypereæ* *Rikliella*, formé par les anciens *Scirpus* sect. *Squarrosi*, compte une quatrième espèce, méconnue par la précédente révision, endémique d'Australie. Par ailleurs l'espèce asiatique *R. squarrosa* fait l'objet d'une étude anatomique détaillée.

ABSTRACT: The palæotropical genus *Rikliella* (*Cyperoideæ-Cypereæ*) includes previous *Scirpus* sect. *Squarrosi*; it comprises a fourth species, overlooked until now, from Australia. Secondly anatomy of the Asian *R. squarrosa* is studied.

Le genre *Rikliella* J. Rayn., défini en 1973, comptait jusqu'ici trois espèces préalablement considérées comme appartenant au genre *Scirpus*. Il a été montré (5) que ce genre, très distinct des autres *Scirpus* s. lat. anatomiquement (structure chlorocypérée) et physiologiquement (photosynthèse en C₄), représentait en réalité un stade très évolué d'un phylum de la tribu des *Cypereæ*, au voisinage d'*Ascolepis* et *Lipocarpha*.

Le présent article rassemble des faits nouveaux relatifs à ce genre; tout d'abord une mise au point (J.R.) consécutive à l'inclusion dans le genre d'une quatrième espèce; puis une étude anatomique (E.G.) de l'espèce asiatique *Rikliella squarrosa* (L.) J. Rayn.

I. — LE GENRE *RIKLIELLA* EN AUSTRALIE

C'est, semble-t-il, à BENTHAM (1) qu'on doit la première mention de *Scirpus squarrosus* L. en Australie, d'après un spécimen ramené du Northern Territory par l'expédition MCDUGAL STUART. Cette citation a échappé à mon attention quand j'ai révisé le groupe de *Scirpus squarrosus* (4) puis créé pour ce groupe le genre *Rikliella* (5). L'échantillon vu par BENTHAM appartient effectivement au genre *Rikliella*, mais non à l'espèce asiatique *R. squarrosa* (L.) J. Rayn. : des différences constantes, corroborées par une série de spécimens plus récents, en font une espèce distincte, qu'il convient d'ajouter aux trois précédemment connues dans le genre.

BENTHAM assimilait le spécimen étudié par lui à un taxon décrit depuis

peu par BÖCKELER, *Scirpus dietrichiae*. Il créait même — sans doute conscient des différences avec le vrai *S. squarrosus* — la combinaison *S. squarrosus* var. *dietrichiae* (Böck.) Benth., ceci bien que sa citation du type de BÖCKELER — non vu par lui — soit accompagnée de la réserve “if correctly identified”.

Or l'examen du matériel-type (*Dietrich s.n.*, Z!) fait apparaître une erreur de BÖCKELER, qui n'a pas vu les deux pièces hyalines antéro-postérieures incluses entre glume et fleur et caractéristiques du genre *Lipocarpa*. Tout comme *Scirpus leptocarpus* F. Muell., *S. dietrichiae* Böck. n'est qu'un synonyme de *Lipocarpa microcephala* (R. Br.) Kunth, espèce asiatique et ouest-pacifique dont j'ai déjà souligné (4,5) l'extrême ressemblance avec les *Rikliella*.

Il en résulte que le *Rikliella* australien a jusqu'ici constamment reçu des dénominations erronées, et doit faire l'objet d'une description :

***Rikliella australiensis* J. Rayn., sp. nov.**

— *Scirpus squarrosus* var. *dietrichiae* auct. non (Böck.) Benth. : Benth., Fl. Austral. 7 : 329 (1878), p.p., excl. syn. et specim. *Dietrich*.

Herba annua erecta 15-30 cm alta. Caules graciles basi paucifoliati, lamina setacea 10-15 cm longa. Bractea involucrales 2-3 sub inflorescentia patentes, 1-6 cm longae. Inflorescentia capitata 6-10 mm in diametro e 2-6 spicis ovoideis sessilibus squarrosis 5 × 3 mm constructa. Squamae anguste lineari-lanceolatae, 1,7-1,8 mm longae, 0,2 mm latae, acuminatae, dorso trinerves. Stamen 1, anthera ovoidea 0,3-0,4 mm longa. Stigmata 2, 0,3 mm longa, stylo subnullo. Achænium lineare trigonum, basi angustato-truncatum, apice submucronatum, 0,8-1,0 × 0,2 mm, testa cellulis isodiametricis tenuiter punctata.

A ceteris speciebus generis achænio anguste lineari bene distinguenda.

TYPE : *H.S. McKee* 9504, Queensland, Gorge Creek, Mareeba, 20.4.1962 (holo-, P!; iso-, K!, NSW!).

Australie septentrionale et orientale.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : NORTHERN TERRITORY : *McDougal Stuart s.n.*, lat. 17°50' (loc. fide BENTHAM, l.c.), K!; *R. Tate* NSW 72846, 1894, NSW!; *Chippendale* NT 5413, Morphet Creek, Stuart highway, 9.3.1959, NSW!; *Latz* 2098, Mt. Cockburn, 22°47' S, 130°29' E, 17.2.1972, K!; 2133, Wartupunya Rockhole, 22°48' S, 131°33' E, 19.1.1972, NSW!; 2510, Marshall R., 22°57' S, 136°08' E, 19.5.1972, NSW! — QUEENSLAND : *Schoelte in Rodway* 9511, entre Mt. Isa et Camooveal, 6.1936, NSW!; *McKee* 9504, type; *M.S. Clemens s.n.*, Springvale, 4.4.1946, K! — N. S. WALES : *F. Hely* NSW 122517, W Narrabui, 31.12.1949, NSW!

Le matériel de cette espèce se trouvait presque toujours confondu avec *Lipocarpa microcephala* (R.Br.) Kunth, tout comme l'est souvent celui des autres *Rikliella*, en Asie et en Afrique, soit avec ce même *Lipocarpa*, soit avec *Ascolepis dipsacoides* (Schum.) J. Rayn. Ces confusions s'expliquent aisément par l'étroite ressemblance générale de toutes ces plantes, qui trahit non pas, comme on l'a longtemps cru, une étonnante convergence de forme, mais bien une très réelle affinité au sein des *Cyperae* évoluées.

Le lecteur trouvera des informations plus complètes sur la synonymie et la répartition des trois autres espèces dans les travaux précédents (4, 5).

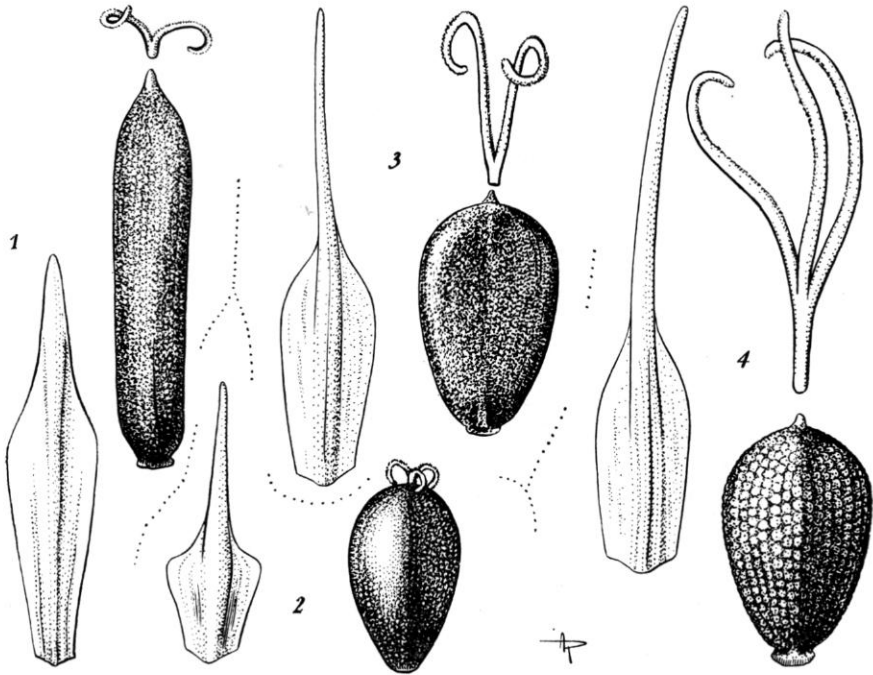


Fig. 1. — Glumes $\times 30$, akènes et stigmates $\times 50$ des quatre espèces du genre *Rikliella* : 1, *R. australiensis* J. Rayn. (McKee 9504, Australie); 2, *R. squarrosa* (L.) J. Rayn. (Thomson s.n., Inde); 3, *R. kernii* (Raym.) J. Rayn. (Schweinfurth 2572, Sudan); 4, *R. rehmannii* (Ridl.) J. Rayn. (Robinson 2813, Zambie). Dessin de A. RAYNAL (partiellement repris (2-4) d'*Adansonia*, ser. 2, 8 : 96, 1968).

La présence de *R. kernii* en Inde, signalée par DONDE (3) en 1967, se trouve confirmée par la révision de spécimens de l'herbier de Kew par S. HOOPER (coll? 79, Mysore, s.d.!: Rama Rao 845, Tili, Sangor, 14.10.1963!).

Les caractères distinctifs des quatre espèces du genre sont rassemblés dans la clé ci-dessous et illustrés dans la figure 1.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Akène linéaire, $0,8-1,0 \times 0,2$ mm. Stigmates 2, longs de $0,3$ mm. Glumes longues de $1,7-1,8$ mm. *R. australiensis*
- 1'. Akène obovoïde-comprimé, $0,5-0,7 \times 0,3-0,4$ mm.
2. Glumes longues de $1,0-1,8$ mm. Bractée involucrelle dressée prolongeant la tige, l'inflorescence paraissant latérale. Akène trigone, stigmates 3 très courts ($0,1$ mm). *R. squarrosa* (Asie)
- 2'. Glumes longues de $1,7-3,0$ mm. Bractées involucrelles toutes étalées sous l'inflorescence. Stigmates longs de $0,2-0,4$ mm.
3. Stigmates 3. Akène trigone orné de grosses cellules proéminentes en 15 rangs environ. *R. rehmannii* (Afr. trop. mérid., Madagascar)
- 3'. Stigmates 2. Akène lenticulaire ponctué de 25-30 rangs de petites cellules. *R. kernii* (Afr. trop. sept., Tanzanie, Inde)

II. — ANATOMY OF *RIKLIELLA SQUARROSA* (L.) J. RAYN.

The present paper is part of work on systematic anatomy of South Indian Cyperaceæ. No information is available on the anatomy of *Rikliella squarrosa* (L.) J. Rayn. (= *Scirpus squarrosus* L.) which has consequently been investigated along with other *Scirpus s. lat.* (see Adansonia, ser. 2, 16 (1) : 13-38, 1976).

Rikliella shares the characters common to other *Scirpus s. lat.* (l.c., p. 14) with the following exceptions, which support well the conclusions of RAYNAL (5) regarding the taxonomic status of *S. squarrosus* L.:

- subsidiary cells of stomata low dome-shaped in both culms and sheaths,
- absence of air-cavities in leaves,
- bundle sheath in leaf-sheaths single-layered, fibrous, complete,
- bundle sheath in culms 3-layered, with parenchymatous O.S. and I.S. and fibrous middle layer ('chlorocyperoid' anatomy).

LEAF. Abaxial surface: Intercostal cells short, broadly hexagonal, thin-walled, smooth. Stomata (L. & W. 40-44 μ), circular; subsidiary cells tall, dome-shaped; interstomatal cells short with concave ends. Silica-cells short, rather broad, thin-walled, occurring in 1-2 continuous rows, each cell possessing 2-3 large conical silica-bodies surrounded by satellites.

Adaxial surface: Cells large, broadly hexagonal, thin-walled, smooth. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, developed in 1-2 continuous rows, each cell with 3-4 cone-shaped silica-bodies surrounded by satellites.

Lamina, transverse section (Fig. 2, 1): Outline thickly crescentiform. Cuticle absent on either surface. Keel absent. Adaxial epidermal cells larger than those of the abaxial. Margins pointed curving upwards. Hypodermis (adaxial) consisting of a single layer of large translucent cells, sometimes 2-layered. Assimilatory tissue present in the form of radiating chlorenchyma around vb's. Air-cavities absent. Bulliform cells as such not differentiated. Vascular bundles 10, more or less of same size, circular in outline, forming a single row, and belonging to type III A; metaxylem vessel members (D. 12 μ); metaphloem of 'regular type'. Bundle sheaths: O.S. fibrous, I.S. parenchymatous, cells of the latter containing tannin; O.S. complete, I.S. incomplete. Sclerenchyma strands (adaxial: Ht. 24-28 μ ; W. 44-48 μ), rectangular, abaxial strands 10 in number (Ht. 20-40 μ ; W. 20-24 μ) trapezoid, Secretory cells present in inner sheaths.

SHEATH. Abaxial surface: Intercostal cells moderately elongated, broad, thin-walled, smooth. Stomata (L. 36-40 μ ; W. 32-36 μ), more or less circular, thin-walled; subsidiary cells low dome-shaped; interstomatal cells moderately elongated. Silica-cells elongated, rather broad, thin-walled, smooth, present in 2 continuous rows, each cell containing 3 large cone-shaped silica-bodies with satellites.

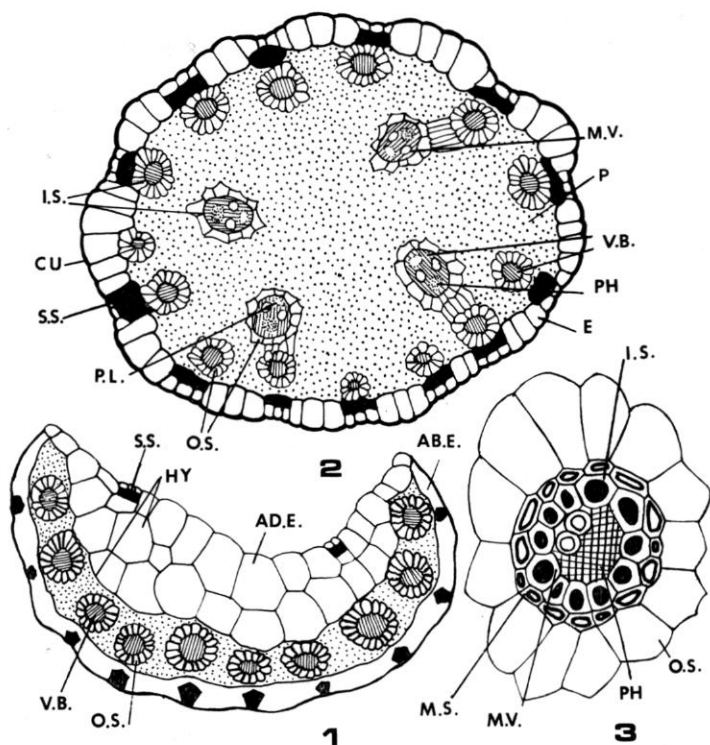


Fig. 2. — *Rikiliella squarrosa* (L.) J. Rayn. : 1, T.S. lamina, ground plan $\times 80$; 2, T.S. culm, ground plan $\times 80$; 3, T.S. culm, peripheral bundle $\times 500$. — AB.E., AD.E., abaxial and adaxial epidermis; CU, cuticle; E, epidermis; HY, hypodermis; I.S., M.S., O.S., inner, middle, outer sheath; M.V., metaxylem vessel; P, parenchyma; PH, metaphloem; P.L., protoxylem lacunae; S.S., sclerenchyma strand; V.B., vascular bundle.

Transverse section: Cuticle thin. Abaxial epidermal cells larger than those of the adaxial. Hypodermis (abaxial) of 2 layers of parenchyma cells; adaxial hypodermis of 1 layer of parenchyma cells. Air-cavities 7, regularly alternating with as many vb's and containing stellate parenchyma. Sclerenchyma strands (Ht. $22.5-27.0 \mu$; W. $27.0-36.0 \mu$), trapezoid. Vascular bundles 7 in a single circle, all belonging to type I. Bundle sheaths: single, fibrous, complete. Secretory cells less common.

CULM. Epidermis, surface view: Cells short, hexagonal, broad, thick-walled, variable, smooth. Stomata (L. 40μ ; W. $28-32 \mu$), elliptical, thick-walled; subsidiary cells low dome-shaped; interstomatal cells moderately elongated. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, smooth, represented by 2 discontinuous rows; cone-shaped silica-bodies 4, large with satellites present in each cell.

Transverse section (Fig. 2, 3) : Outline circular with wavy surface.

Diameter of the culm examined *c.* 0.9 mm. Cuticle thick. Epidermal cells large, radially elongated, thin-walled. Assimilatory tissue in the form of radiating chlorenchyma around the vb's. Substomatal chamber narrow, small. Hypodermis of 2 layers of parenchyma cells. Air-cavities absent. Vascular bundles *c.* 18, of two sizes and arranged in two circles; outer circle represented by 14 small vb's (type I), inner of 4 large vb's (type III B) with protoxylem lacunæ; metaxylem vessel members (D. 16-20 μ); metaploem of 'regular type'; both types of vb's circular to oval in outline; few large vb's connected with peripheral vb's by elongated cells. Bundle sheaths: 3-layered in small vb's, O.S. and I.S. parenchymatous, the latter containing tannin, the middle sheaths fibrous (Fig. 2, 2); of large vb's 2-layered, O.S. parenchymatous, I.S. fibrous; sheaths of large and small vb's complete. Circumvascular sclerenchyma absent. Sclerenchyma strands (Ht. 28-40 μ ; W. 60-80 μ), pulviniform with angular sides, corresponding with as many vb's in the peripheral circle. Central ground tissue composed of abruptly enlarged parenchyma cells. Secretory cells common in parenchymatous inner sheath cells of small vb's (Fig. 2, 2).

ROOT. *Transverse section*: Diameter of the root examined *c.* 0.3 mm. Metaxylem vessel members (D. 20 μ). Other detail like in *Scirpus juncooides* Roxb., see *Adansonia*, ser. 2 : 16 (1) : 25 (1976).

MATERIALS EXAMINED (*Go.* = *Govindarajulu*) : Ennore, Madras Dt., *Go.* 5602; Neyyoor, Kanyakumari Dt., *Ernest Thaya Singh* 85; Sriperumpudur, Chinglepet Dt., *Go.* 5666; Mahabalipuram, Chinglepet Dt., *Go.* 5536; Irumbuliur, Madras Dt., *Go.* 5406, 5343; Smmoad R. side, Coimbatore Dt., *Ramakrishnan* 6871; Cheriakanam, Thekkady, Kerala state, *Go.* 6441; Mayuram, Thanjavur Dt., *Go.* 5784 A; Vedanthangal, Chinglepet Dt., *Go.* 5706; Courtallam, Tirunelveli Dt., *Rajasekaran & Thanyakumar* 10316; Tirupathi, Chittoor Dt., *Rajasekaran & Rangarajan* 11326.

BIBLIOGRAPHIE

1. BENTHAM, G. & VON MUELLER, F. — *Flora Australiensis* 7, 806 p. (1878).
2. BÖCKELER, O. — Ein Beitrag zur Kenntniss der Cyperaceen Flora Neuhollland's und einiger polynesischer Inseln (Forsetzung), *Flora* 58 (7) : 107-112 (1875).
3. DONDE, V. P. — *Scirpus kernii* Raymond—A new record for India, *Bull. Bot. Surv. India* 8 : 358 (1967).
4. RAYNAL, J. — Notes cyperologiques : XI. Sur quelques *Scirpus* et *Ascolepis* de l'ancien Monde, *Adansonia*, ser. 2, 8 (1) : 85-104 (1968).
5. — Notes cyperologiques : 19. Contribution à la classification de la sous-famille des *Cyeroideæ*, *Adansonia*, ser. 2, 13 (2) : 145-171 (1975).

J. R. — Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.

E. G. — Presidency College
Madras, INDIA.

**LE GENRE *HEDERORKIS* THOU. (*ORCHIDACEÆ*)
AUX MASCAREIGNES ET AUX SEYCHELLES**

par J. BOSSER

RÉSUMÉ : Étude du genre *Hederorkis* Thou., *Orchidaceæ*, qui comprend 2 espèces de l'île Maurice et des Seychelles. Ses caractères le rapprochent des *Polystachyinæ*.

ABSTRACT: The genus *Hederorkis* Thou., *Orchidaceæ*, comprises 2 species from Mauritius and the Seychelles. The affinities are with *Polystachya* Hook., and the allied genera.

*
* *

Le genre *Hederorkis* fut décrit sommairement en 1809 par DU PETIT-THOUARS. Aucun nom spécifique n'était donné à la seule plante qu'il lui rattachait. Elle ne fut nommée qu'en 1822. Cette plante était restée jusqu'à nos jours énigmatique. BAKER, dans sa flore de Maurice et des Seychelles la passe totalement sous silence. Plus tard, ROLFE émit l'opinion qu'il s'agissait d'un *Bulbophyllum*, et, en 1968, P. F. HUNT la plaça dans ce genre sous le nom de *B. mauritianum*. Cette espèce est endémique de l'île Maurice et il en existe peu de matériel. Cependant, les échantillons du Mauritius Herbarium sont suffisants pour permettre une bonne analyse et nous pensons qu'il s'agit d'un genre bien caractérisé ayant des affinités avec les *Polystachyinæ*.

HEDERORKIS Thouars

Nouv. Bull. Soc. Philom. Paris 19 : 319 (1809).

Plantes épiphytes ou épilithes à rhizomes sympodiques rampants, couverts de gaines imbriquées se désagrégeant en fibres. Pseudobulbes absents. Feuilles géminées, divergentes, insérées au sommet d'une pousse du rhizome; limbe plan, épais, articulé sur une gaine courte. Inflorescence en grappe simple, latérale et naissant à l'aisselle d'une gaine du rhizome, ou naissant à l'extrémité d'une pousse à l'aisselle de la dernière gaine. Fleurs non résupinées (labelle supérieur) : labelle trilobé, les 2 lobes latéraux dressés, le lobe terminal plan; éperon nul. Colonne allongée, dressée, ayant à sa base un pied court ou subnul, sur lequel s'articule le labelle.

Anthère incombante, caduque, munie à l'avant d'un petit labre arrondi et à l'arrière d'une crête charnue peu élevée. Pollinies formées de 2 masses céracées, reliées à un rétinacle commun, chaque masse formée de 2 parties de taille inégale, subhémisphériques, se séparant aisément.

ESPÈCE-TYPE : *Hederorkis scandens* Thou.

Le pollinaire possédant un rétinacle nettement différencié (qui n'existe pas chez les *Bulbophyllinæ*), les fleurs non résupinées, nous font placer ce genre près des *Polystachya*, dont il diffère par les inflorescences pouvant être latérales et la colonne à pied très court. Ce genre comprend 2 espèces.

1. *H. scandens* Thou.

Orch. Isles Aust. Afr., tab. 90 (1822).

— *Neottia scandens* THOU., l.c. (1822).

— *Bulbophyllum mauritianum* P. F. HUNT, Kew Bull. 22 (3) : 491 (1968).

Plante épiphyte, à rhizome rampant, ramifié, plaqué contre les troncs. Jeunes pousses couvertes de gaines imbriquées se désagrégeant ensuite en fibres, portant au sommet 2 feuilles divergentes. La croissance de la pousse est alors arrêtée et une inflorescence peut naître à côté des feuilles, à l'aisselle de la dernière gaine, ainsi qu'un bourgeon latéral donnant une nouvelle pousse. L'inflorescence peut aussi être axillaire d'une gaine quelconque du rhizome. La grappe est simple, pauciflore (3-6 fleurs), atteignant (avec le pédoncule) 5-15 cm de longueur. Les fleurs sont résupinées, rappelant un peu les fleurs de *Polystachya*, de couleur pourpre sombre (d'après THOUARS), de petite taille : sépales longs de 7-8 mm, pétales longs de 6-7 mm, labelle long de 5-6 mm, sans éperon. La colonne est charnue, érigée, haute de 4-4,5 mm; l'anthère hémisphérique, de 1-1,5 mm de diamètre, munie à l'avant d'un labre peu prononcé et sur le connectif, à l'arrière, d'une protubérance charnue peu élevée. Le rétinacle est formé d'une pièce de contour semi-circulaire de 0,3-0,4 mm de diamètre sur laquelle est fixé un stipe oblong, un peu concave sur sa face antérieure, portant les pollinies. Pollinies 2, ovoïdes, longues de 0,6-0,7 mm, formées chacune de 2 parties inégales, accolées, se séparant aisément. — Pl. 1.

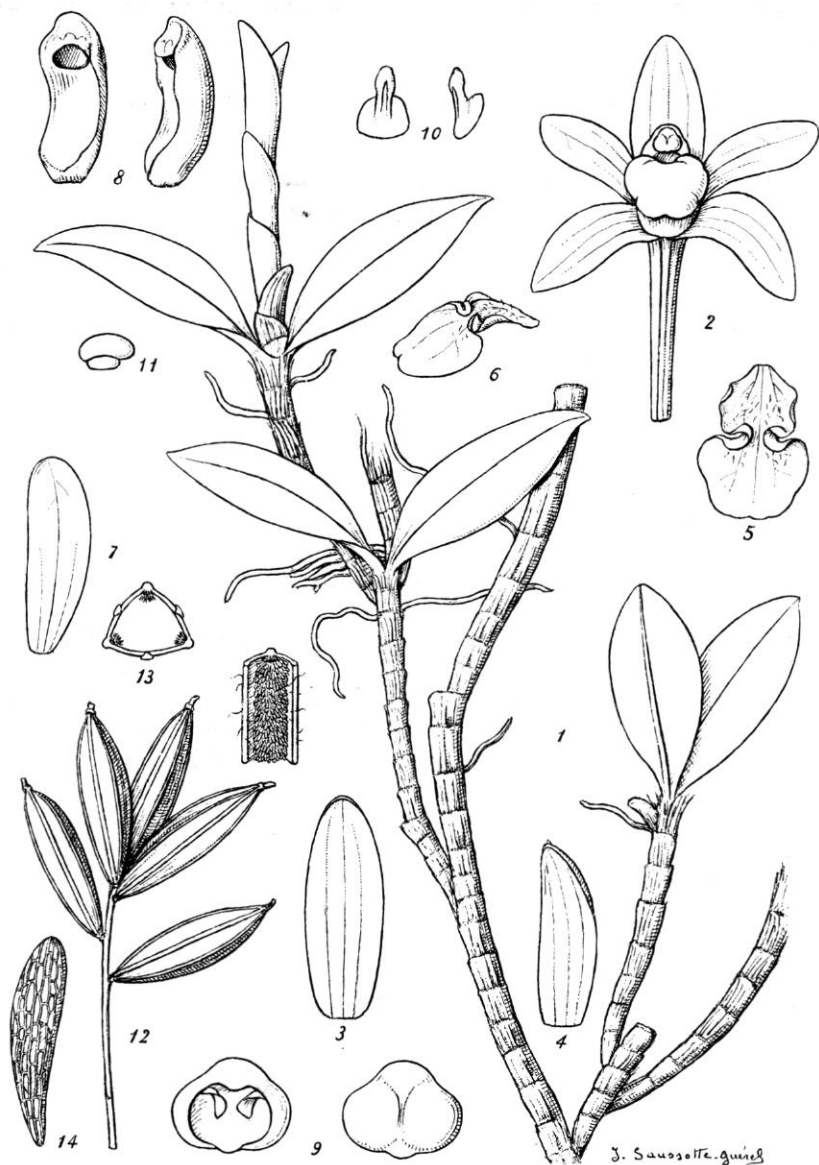
TYPE : *Du Petit-Thouars s.n.*, s.loc. (holo-, P!).

AUTRE MATÉRIEL : MAU 1856, sans coll.; *Vaughan* 977 et 1411, réserve de Perrier; *Guého & Staub* 12627, Bassin Blanc, MAU; *Guého* 14869, entre le Mt. Camisard et le Piton Bambou, MAU; d'*Unienville* 17858, MAU; *Justice Blackburn s.n.*, s.l., K; *Horne s.n.*, Bassin Blanc, Savannah, K.

Espèce endémique de Maurice, actuellement connue seulement de 4 localités.

2. *H. seychellensis* Bosser, *nom. nov.*

— *Bulbophyllum scandens* ROLFE, Kew Bull. (Bull. Misc. Inf.) : 23 (1922), *non Hederorkis scandens* THOU. (1822), *non Bulbophyllum scandens* KRAENZL. (1904).



Pl. 1. — *Hederorkis scandens* Thou. : 1, port $\times 2/3$; 2, fleur $\times 3$; 3, sépale médian $\times 4$; 4, sépale latéral $\times 4$; 5, labelle vu de face $\times 4$; 6, labelle vu de profil $\times 4$; 7, pétale $\times 4$; 8, colonne, face et profil $\times 4$; 9, anthère, faces ventrale et dorsale $\times 10$; 10, rétinacle $\times 20$; 11, une pollinie $\times 10$; 12, infrutescence $\times 2/3$; 13, coupe transversale du fruit $\times 1$; 14, graine $\times 50$ environ.

Cette espèce est épiphyte ou épilithe et est très semblable à la précédente par son mode de croissance et son port. Elle est beaucoup plus robuste, son rhizome atteignant plus de 1 cm d'épaisseur et ses feuilles étant beaucoup plus grandes. La fleur est également non résupinée, mais les différentes pièces sont de plus grande taille : sépale médian long de 11-12 mm; sépales latéraux et pétales longs de 10 mm; labelle long de 8-10 mm, sans éperon, peu courbé, à bords relevés et infléchis à la base, à lobe terminal linguiforme et plan, arrondi et brièvement apiculé au sommet, à bords et surface papilleux; tiers basal du labelle orné de 2 crêtes assez élevées, glabres, parallèles, prolongées vers l'avant sur le lobe terminal par 2 carènes peu marquées. Anthère hémisphérique de 1 mm environ de diamètre, munie à l'avant d'un labre arrondi peu net et à l'arrière d'une protubérance charnue. Rétinacle formé d'une pièce ovale arrondie au sommet, longue de 0,5 mm, sur laquelle se fixe un stipe obtusangulaire portant les pollinies.

TYPE : *Thomasset 32*, Cascade Patates, Seychelles (lecto-, K!).

AUTRES ÉCHANTILLONS : *Stanley Gardiner s.n.*, Mare aux Cochons, Silhouette, K; *Stanley Gardiner s.n.*, Mahé, K; *Horne 603*, Mahé et Silhouette, K; *R. Dupont s.n.*, Casse les Dents, K; *P. G. Archer 173*, Mahé, K.

Cette espèce est endémique des Seychelles où elle n'a été trouvée qu'à Mahé et Silhouette. D'après THOMASSET les fleurs seraient de couleur crème ou pourpre. Elle végète dans les forêts ou sur les rochers entre 400 et 600 m d'altitude. M. LESOUËFF l'a retrouvée récemment (1975) à Mahé.

L'herbier de Kew possède aussi un échantillon, sans nom de collecteur, marqué « Aldabra août 1916 », qui bien que stérile appartient certainement à cette espèce. On peut avoir un doute quant à l'exactitude de l'origine de cet échantillon.

O.R.S.T.O.M
et Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

CHRYSOBALANACÉES NOUVELLES DU CAMEROUN ET DU GABON

par R. LETOUZEY & F. WHITE

RÉSUMÉ : Description de *Magnistipula bimarsupiat* R. Let., endémique gabonaise proche de *M. glaberrima* Engl.; *Maranthes sanagensis* F. White, endémique camerounaise proche de *M. gabunensis* (Engl.) Prance; *Parinari hypochrysea* R. Let. & F. White dont l'aire s'étend au Sud-est nigerian, longtemps confondue avec *P. excelsa* Sabine; *Acioa librevillensis* R. Let. du Gabon (proche d'*A. gillettii* De Wild.) et *Acioa letestui* R. Let. du Cameroun et du Gabon (proche d'*A. barteri* Hook. f. ex. Oliv. et d'*A. scabrifolia* Hua, ainsi que d'*A. lehmbachii* Engl.).

ABSTRACT: Description of *Magnistipula bimarsupiat* R. Let., endemic from Gabon close to *M. glaberrima* Engl.; *Maranthes sanagensis* F. White, endemic from Cameroun close to *M. gabunensis* (Engl.) Prance; *Parinari hypochrysea* R. Let. & F. White with area extending to South East Nigeria and previously mistaken for *P. excelsa* Sabine; *Acioa librevillensis* R. Let. from Gabon (close to *A. gillettii* De Wild.) and *Acioa letestui* R. Let. from Cameroun and Gabon (close to *A. barteri* Hook. f. ex Oliv. and *A. scabrifolia* Hua, as well as *A. lehmbachii* Engl.).

* * *

A l'occasion de la préparation d'une « Monographie générique de la famille des Chrysobalanacées » (à paraître) et de l'étude de la « Distribution des espèces africaines de Chrysobalanacées » (sous presse, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.) par l'un d'entre nous (F. W., et collaboration R. L. pour le genre *Acioa*), ainsi que d'une étude poursuivie en commun pour la publication de cette famille dans les Flores du Cameroun et du Gabon, nous sommes amenés à décrire cinq nouvelles espèces intéressant ces deux territoires :

1. *Magnistipula bimarsupiat* R. Letouzey, sp. nov.

Arbor (vel frutex?); rami novelli hispidi, sæpe tumoribus conoideis fusiformibusve instructi. Petiolus 1-3 mm; lamina glabra, lanceolata vel oblongo-elliptica, interdum leviter falcata, ad 9-15 cm × 3,5-5 metiens, basi obtuso-rotunda plerumque bimarsupiat, apice acutata; nervi laterales 6-8-jugi arcuati, lamina glandulis parvis rotundis sparsis infra prædita. Panicula terminalis, hispida; bracteolæ lanceolatæ, 1-2 mm, villosæ; pedicellus 5-8 mm; flos glaber, ca. 8 mm, receptaculo ventricoso, 5mm longo, intus villosio-intricato; sepala triangula, interius breviter spissaque setulosa; petala caduca; stamina ca. 7, arcuata, 3-4 mm, usque ad medium unita; labrum staminodiferum dentatum. Fructus ignotus.

TYPE : Bernard 507 SRF, Gabon (holo-, P).

Arbre (ou arbuste?). Jeunes rameaux portant des poils hispides épars, atteignant 2 mm de longueur; entrenœuds de 2-3 cm, souvent garnis çà et là de renflements conoïdes ou fusiformes, environ $10-12 \times 4$ mm, présentant une perforation vers la base. Stipules?, apparemment sous la forme d'une languette allongée, à sommet aigu, $12 \times 1,5$ mm, avec poils hispides couchés. Pétiole épais, 1-3 mm, \pm hispide. Limbe glabre, lancéolé à oblong-elliptique, parfois un peu falciforme, atteignant jusqu'à $9-15 \times 3,5-5$ cm; base obtuse-arrondie, presque toujours munie d'un rétrécissement formé de 2 pochettes latérales renflées, à bord retourné au-dessous, présentant parfois intérieurement une glande circulaire; sommet aigu, souvent garni d'un pseudo-apicule caudé muni de 2 petites glandes circulaires à la base; 6-8 paires de nervures latérales courbées; rares petites glandes circulaires éparses sous le limbe, particulièrement de part et d'autre de la nervure médiane.

Inflorescences en panicule terminale, peu ramifiée, environ 15 cm de hauteur et 10 cm de largeur, avec axes inférieurs pourvus d'une feuille axillante et axes supérieurs avec bractée foliacée allongée très réduite; axes éparsement hispides et bractées densément garnies de poils hispides couchés; parfois axes avortés et transformés en renflements conoïdes, environ 20×4 mm; bractéoles lancéolées, 1-2 mm, couvertes de poils villos \pm disposés en touffe vers l'extrémité. Pédicelle grêle, 5-8 mm. Fleur ouverte à réceptacle appliqué contre le pédicelle, glabre extérieurement et atteignant, sans les pétales, env. 8 mm dont 5 mm pour le réceptacle ventriculeux très renflé, intérieurement garni de poils villos enchevêtrés; sépales triangulaires, brièvement et densément sétuleux intérieurement, le supérieur dressé atteignant $3 \times 1,5$ mm, les inférieurs les plus petits réfléchis; pétales caducs; étamines env. 7, courbées, longues de 3-4 mm et soudées presque jusqu'à mi-hauteur; rebord staminodial portant de petites pointes triangulaires; jeune fruit ellipsoïde.

Infrutescence et fruit mûrs inconnus. — Pl. 1.

NOTES TAXONOMIQUES :

Cette espèce, par sa fleur, peut être rapprochée de *Magnistipula glaberrima* Engl. du Cameroun et du Gabon; les stipules, semble-t-il, et surtout la base de la feuille différencient ces deux espèces, de même l'absence ou la présence de glandes sous le limbe. Il y aurait lieu de rechercher sur le terrain si l'existence de la pubescence hispide n'est pas en relation avec la myrmécophilie qui caractérise biologiquement et morphologiquement l'espèce en cause (tout comme chez d'autres espèces myrmécophiles).

NOTES PHYTOGÉOGRAPHIQUES :

Magnistipula bimarsupata R. Let. n'est connue que par 3 échantillons récoltés, entre 1948 et 1951, en 2 localités voisines de Port Gentil au Gabon. Cette localisation très particulière est peut-être sans rapport avec celle des espèces sud-américaines myrmécophiles » du genre voisin *Hirtella*; elle mérite cependant d'être soulignée.



Pl. 1. — *Magnistipula bimarsupata* R. Let. : 1, rameau avec fleurs et galle $\times 2/3$; 2, rameau avec galle $\times 2/3$; 3, glandes foliaires $\times 2/3$; 4 et 5, base du limbe $\times 2/3$; 6, fleur ouverte $\times 5$. (1 et 6, Bernard 507 SRF; 2 et 3, RICC 3; 4 et 5, Quint RICC 136 SRF).

NOMS VERNACULAIRES : *akoghe-medzim* (fang, Quint RICC 163 SRF); *idouimbéné* (dialecte?, RICC 3); *ngone* (fang, Bernard 507 SRF). Excellent exemple des incertitudes concernant la fourniture de noms vernaculaires lorsque la plante, relativement rare, est cependant bien caractérisée morphologiquement.

MATÉRIEL GABONAIS ÉTUDIÉ : Bernard 507 SRF (type), Equata (= Ekwata), 80 km NE Port Gentil, 3.8.1951 (fl.), P; Quint RICC 163 SRF, lac Alombié, 90 km ESE Port Gentil, 21.12.1948 (stér.), P; RICC 3, lac Alombié, 90 km ESE Port Gentil (stér.; bois : 5536 CTFT), P.

2. *Maranthes sanagensis* F. White, sp. nov.

Arbor parva, 6-8 m alta. Truncus brevis sed usque ad 1 m diametro, sæpe contortus et prostratus. Lamina folii 8,5-15 × 4,5 — 9,5 cm; apex abrupte cuspidatus; basis subcordata; pagina inferior glabra; venatio prominula et reticulata. Inflorescentia: racemus pro portione florum paucorum (c. 20), simplex vel ramosus, cymis 1-3-floris consistens. Pedicellus c. 1,2 cm longus. Tubus receptaculi elongato-turbinatus, sensim in pedicellum angustatus, c. 1,5 × 0,5 cm, extra tomentello griseo velutino præditus. Sepala c. 1 cm longa, suborbicularia, extra tomentello griseo velutino prædita. Petala c. 1,8 × 1,3 cm, viridi-alba. Filamenta c. 6 cm longa, viridi-alba. Drupa c. 5 × 3 cm, anguste ellipsoidea, glabra, verruculosa.

TYPE : Leeuwenberg 5476, Cameroun (holo-, P; iso-, BR, K, WAG).

Petit arbre de 6-8 m de hauteur, à tronc peu élevé mais atteignant jusqu'à 1 m de diamètre, souvent tordu et prostré; cime globuleuse étendue. Feuilles à limbe de 8,5-15 × 4,5 — 9,5 cm, à base subcordée, à sommet abruptement cuspidé, glabre dessous, à nervation subproéminente et réticulée.

Inflorescences relativement peu fleuries (env. 20 fleurs), simples ou en racèmes branchus avec cymes de 1-3 fleurs. Pédicelle env. 1,2 cm de longueur. Réceptacle allongé-turbiné, graduellement rétréci sur le pédicelle, d'environ 1,5 × 0,5 cm, extérieurement gris tomentelleux-velouté; de même les sépales suborbiculaires env. 1 cm de longueur; pétales blanc verdâtre, d'environ 1,8 × 1,3 cm; filets staminaux blanc verdâtre, env. 6 cm.

Drupes d'environ 5 × 2 cm, étroitement ellipsoïdes, glabres, verruqueuses. — Pl. 2.

NOTES TAXONOMIQUES :

Maranthes sanagensis F. White se distingue aisément de toutes les autres espèces de *Maranthes*, sauf de *Maranthes gabunensis* (Engl.) Prance, par ses grandes fleurs. Elle diffère de cette dernière par sa feuille à base subcordée (non cunée ou arrondie) et à sommet abruptement cuspidé (non caudé-acuminé), par ses fleurs plus courtes, de 3,5 cm (non 5-5,5 cm, cette dimension étant prise de l'articulation du pédicelle au sommet du sépale postérieur), couvertes extérieurement d'un tomentellum gris (et non glabres), et par ses plus longs filets staminaux de 6 cm (non d'env. 4 cm).



Pl. 2. — *Maranthes sanagensis* F. White : rameau avec fleurs $\times 2/3$ (Leeuwenberg 5476 et 5478).

NOTES PHYTOGÉOGRAPHIQUES :

Cette espèce n'est connue que des galeries forestières des rives de la moyenne Sanaga au Cameroun et des basses vallées de ses affluents; elle se localise sur les sables alluviaux et parmi les blocs de gneiss. En période d'inondation ces arbres peuvent être submergés sous 2 à 3 m d'eau.

MATÉRIEL CAMEROUNAIS ÉTUDIÉ : *De Wilde c.s. 2652 a et 2652 b*, rives de la Sanaga près Nachtigal, 60 km SE Bafia, alt. 400 m, juin (fl., fr.), BR, K, P, WAG; *Leeuwenberg 5476* (type) et *5478*, rives de la Sanaga, 7 km N Olembé, 60 km N Yaoundé, alt. 500 m, avr. (fl.), BR, K, P, WAG; *Letouzey 9606 bis*, rives du Ndjim, Yangafok II, 25 km ENE Bafia, nov. (fl.), BR, K, P; *9786*, rives de la Sanaga, au confluent de l'Asamba, près Ndjoré, 45 km Obala, déc. (fr.), BR, P; *9809*, rives de la Sanaga, en amont du pont de Kikot, 70 km SSW Bafia, janv. (fl.), BR, K, P; *J. & A. Raynal 10531*, rives de la Sanaga près Nachtigal, 60 km SE Bafia, mars (fl.), P.

3. *Parinari hypochrysea* Mildbraed ex R. Letouzey & F. White, *sp. nov.*

MILDBRAED, Wiss. Ergebn. zweit. deutsch. Zentral.-Afrika Exped. 1910-11, 2 : 75 (1922), *nom. nud.* (*Parinarium hypochryseum*).

— « *Parinari sp.* » KEAY, ONOCHIE & STANFIELD, Nig. trees 1 : 319 (1960).

— « *Parinari sp.* » DE SAINT-AUBIN, Forêt Gabon : 167, ill. (1963).

Arbor alta anteridibus et coma¹ subhemisphærica prædita. Ramuli juvenes pubescentia aureo-fulva vestiti; stipulæ longæ triangulæ 25 (-40) × 5 mm, basi amplexantes longitudine nervatæ, interius glabræ; petiolus media parte glandulis duabus magnis cupuliformibus marginatis instructus; lamina oblonga, 10-28 × 5-11 cm, basi rotunda leviter cordata, apice obtuso acuminato, nervis lateralibus (20-) 25 (-30)-jugis, glandula minuta subsphærica complanata marginataque extremitate infra munitis, pagina supera scabra. Ramuli evoluti similes sed stipulæ caducæ, pubescentia partialis tantum infra laminam, hac manifeste elliptica, 6-12 × 3,5-8 cm, nervis lateralibus 20-25-jugis.

Paniculæ terminales ± foliatæ, 15 cm longæ, axes omnes fulvi dense villosi; cymulæ ultimæ trifloræ bracteis duabus perconcavis acuminatis, 3,5 mm longis, intra glabris, amplexantibus. Alabastrum hispidulosum; flos apertus stellatus, 5 mm diametro; pedicellus 1,5-2 mm, infra receptaculum curvatum; receptaculum oblique maxime dilatatum, tantum ca. 1 mm longum; sepala triangula, 2 × 1,5 mm, intra tomentella; petala ovata acuta unguiculata, 1,5 × 1 mm, extra pubescentia, caduca; stamina 7, filamento 1,5 mm longo et anthera ciliolata; labrum inferum androcei staminodiis destitutum et cum receptaculo labium amplum, incrassatum induratumque, introrsum papillosum, formans; receptaculum intus post carpellum (-a) tantum pubescens. Fructus ignotus.

TYPE : Mildbraed 5023, Cameroun (holo-, HBG).

Grand arbre avec contreforts et cime hémisphérique un peu aplatie. Rameaux juvéniles à pubescence fauve doré; stipules longuement triangulaires, 25 (-40) × 5 mm, à base embrassante et nervation longitudinale, glabres intérieurement; pétiole garni au milieu de 2 grosses glandes cupuliformes marginées; limbe oblong, 10-28 × 5-11 cm, à base arrondie un peu cordée, à sommet obtus acuminé, à (20-) 25 (-30) paires de nervures latérales avec très petite glande subsphérique aplatie et marginée infralaminale

1. Coma (= Copa), sensu R. B. FERNANDES, Vocabulário de termos botânicos. Anuário da Sociedade Broteriana 38 : 207 (1972).



Pl. 3. — *Parinari hypochrysea* Mildbr. ex R. Let & F. White : 1, extrémité de jeune plant $\times 2/3$; 2, rameau de jeune tige $\times 2/3$; 3, stipule $\times 2$; 4, pétiole $\times 3$; 5, base du limbe dessous $\times 2/3$; 6, feuille dessus $\times 2/3$; 7, rameau avec fleurs $\times 2/3$; 8, cymules $\times 2$; 9, bractéole $\times 4$; 10, bouton floral central d'une cymule $\times 6$; 11, fleur vue de dessus $\times 5$; 12, fleur ouverte $\times 6$. (1, Letouzey 12051; 2-5, Letouzey 12538 bis; 6, Mildbraed 5971; 7-8, De Saint-Aubin 1987 SRF; 9-12, Letouzey 12538).

en extrémité (hydatode), à surface supérieure scabre. Rameaux adultes semblables mais stipules caduques, pubescence partielle sauf au-dessous du limbe, celui-ci nettement elliptique, $6-12 \times 3,5-8$ cm avec 20-25 paires de nervures latérales.

Panicules terminales \pm feuillées, hautes de 15 cm, tous axes fauves densément villeux; cymules extrêmes triflores embrassées par 2 bractées très concaves acuminées, hautes de 3,5 mm, glabres intérieurement. Bouton floral hispiduleux; fleur ouverte étoilée, 5 mm de diamètre; pédicelle 1,5-2 mm, réceptacle courbé sur celui-ci, très évasé obliquement, haut seulement d'env. 1 mm; sépales triangulaires, $2 \times 1,5$ mm, tomentelleux intérieurement; pétales ovales aigus avec onglet, $1,5 \times 1$ mm, pubescents extérieurement, caducs; 7 étamines à filet haut de 1,5 mm et anthère ciliolée; rebord inférieur de l'androcée dépourvu d'appendices staminodiaux et formant avec le réceptacle une large lèvre étalée, épaisse et indurée, papilleuse intérieurement; réceptacle pubescent intérieurement seulement derrière le(s) carpelle(s).

Infrutescence et fruit inconnus. — Pl. 3.

NOTES TAXONOMIQUES :

Parinari hypochrysea Mildbr. ex R. Let. & F. White présente, sur pied, de grandes ressemblances avec *Parinari excelsa* Sabine; si des confusions paraissent parfois possibles entre les feuilles des deux espèces, par contre les fleurs sont nettement différentes.

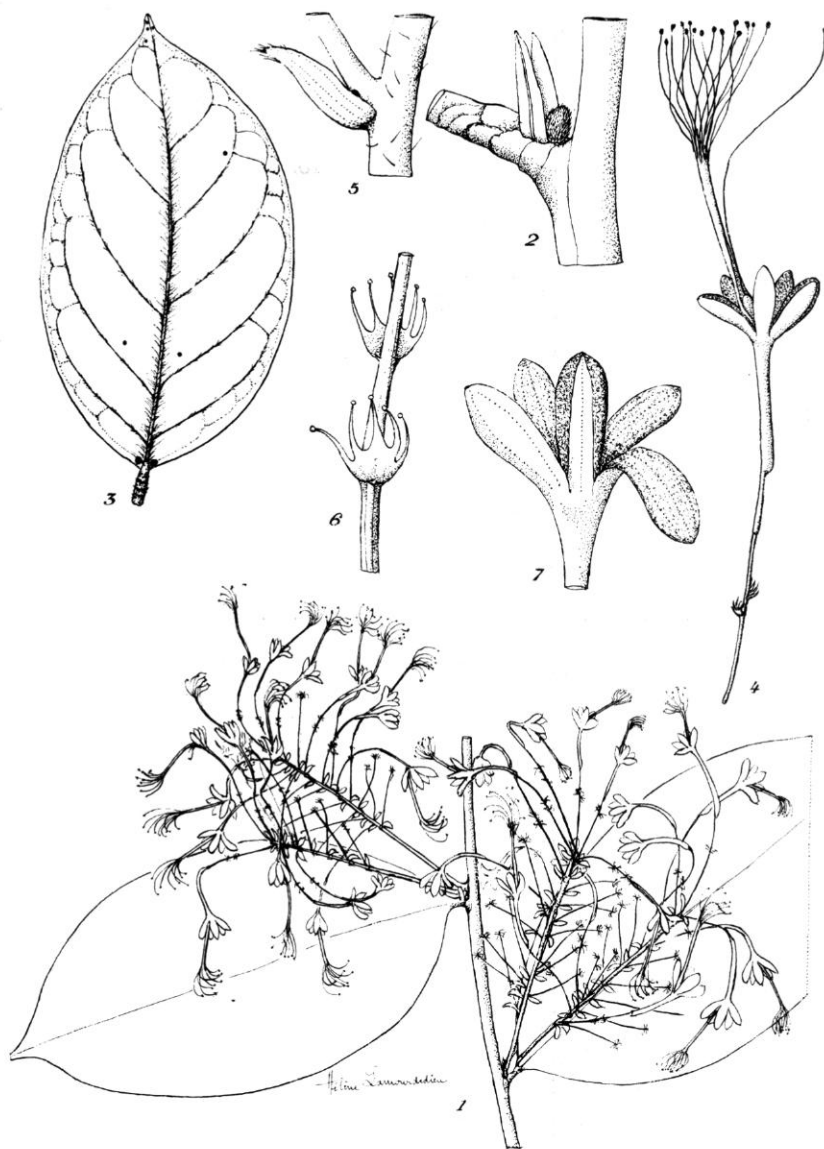
NOTES PHYTOGÉOGRAPHIQUES :

Cette espèce n'est connue qu'en Nigeria (Calabar), au Cameroun et au Gabon¹.

Au Cameroun, *Parinari hypochrysea* Mildbr. ex R. Let. & White est répandue dans toute la forêt biafréenne à Césalpiniacées et est parfois localement abondante. Elle est ainsi présente dans toute la zone côtière s'étendant jusqu'à Mamfe, Yabassi, Eséka et Sangmélina; alors que *Parinari excelsa* Sabine ne s'aventure guère dans cette zone. Hors de cette région côtière les deux espèces se rencontrent parfois géographiquement côte à côte, mais *Parinari hypochrysea* se trouve alors presque toujours localisée au milieu de peuplements de *Gilbertiodendron dewevrei* (35 km SE Yaoundé, 65 km S Nanga Eboko, 50 km SE Lomié), exceptionnellement hors de ceux-ci (30 km E Lomié).

D'après DE SAINT-AUBIN (*loc. cit.*), l'espèce paraît répandue dans tout le Gabon (dans la mesure où elle n'a pas été confondue sur le terrain

1. L'échantillon *Adam 16662* de Kitoma au Liberia, provenant certainement d'une jeune tige, par ses feuilles aiguës au sommet, dépourvues de glandes pétioinaires et laminaires, à pubescence assez hirsute, doit, semble-t-il, être rattaché à *Parinari excelsa* Sabine, malgré des ressemblances, difficiles à interpréter pour de jeunes tiges, avec *Parinari hypochrysea* Mildbr. ex R. Let. & F. White. Si cette dernière espèce était effectivement présente au Liberia, elle offrirait un type de disjonction connu déjà pour quelques espèces appartenant à diverses familles.



Pl. 4. — *Acioa librevillensis* R. Let. : 1, rameau avec fleurs $\times 2/3$; 2, stipules $\times 4$; 3, feuille dessous $\times 2/3$; 4, fleur (pét. excl.) $\times 3/2$; 5 et 6, bractée et bractéoles $\times 6$; 7, calice $\times 4$. (1-7, Klein 55).

avec *Parinari excelsa* Sabine) et peut y être localement grégaire; les échantillons récoltés n'attestent cependant sa présence certaine que dans les Monts de Cristal, vers Libreville, Ndjolé et au Sud de Lambaréné (Agouma).

NOMS VERNACULAIRES : *bayokop* (bassa); *assila* (boulou, désigne divers *Parinari*); *akoum*, *akoung élé*, *ekoum élé* (yaoundé, désigne divers arbres à feuillage fauve au-dessous : *Anthonotha*, *Parinari*, ...); *ekoa*, *ekoua*, *ossang eli* (fang); *nsassange?* (loango); *mouemba* (mpongwé).

MATÉRIEL CAMEROUNAIS ÉTUDIÉ : *Ejiofor FHI 15253*, rés. for. South Bakundu près Kumba (j. pl.), FHI; *Hédin 1592* et *1658*, Muyuka près Mbanga, oct. (j. pl. et fl.), P.; *Letouzey 1232 SRFK*, Eséka, févr. (fl.); *1712*, Nkolébomon, 65 km S Nanga Eboko, avr. (fl.); *3645* et *3646*, entre Kongo et cote 648 NW Mayang, 30 km E Lomié, mars (j. pl., fl.); *4138*, Bella, 45 km NE Kribi, janv. (fl.); *4232*, Nkomo près Ngoase au S de la riv. Lobo, 130 km SSW Akonolinga (j. pl.); *10194*, Colline Ongongondje près Akonekye, 15 km NW Ambam, mars (fl.); *11297* et *11302*, vallée de la Tofini près Bikok, 35 km SE Yaoundé, juin (j. pl., fl.); *11712* et *12051*, Mbalam près Ngoila, 50 km SE Lomié sur axe Lomié-Souanké, déc. (fl., j. pl.); *12430*, Bitoutouk, 20 km SSE Edéa (j. pl.); *12538* et *12538 bis*, Manguingues, 15 km SSW Eséka, janv. (fl., j. pl.); *omnes* P et YA *p.p.*; *Mildbraed 5023* (type), entre Yokadouma et Mpan (ex Assobam) sur piste Yokadouma-Lomié, avr. (fl.), HBG; *5971*, Fenda, 60 km E Kribi, juill. (fl.), HBG, WAG.; *Olorunfemi FHI 30502*, rés. for. South Bakundu près Kumba, avr. (fl.), FMO; *White 8562*, *8563* et *8616*, lac Ejagham, 35 km W Mamfe, mars (fl., j. pl.), FHO.

MATÉRIEL GABONAIS ÉTUDIÉ : *Aubréville 114*, Libreville (j. pl.), P; *De Saint-Aubin 1987 SRF*, 18 km E Libreville, janv. (fl.; bois *11641 CTF*), P; *Fleury s.n.*, mission Bertin, 1917, sin. loc. (j. pl.), P; *Hallé 1527*, Libreville (j. pl.); *2013*, 10 km SW Ndjolé (j. p.), P.; *Hallé & Villiers 4656*, Chute de Kingué, Monts de Cristal (j. pl.), P; *Le Testu 5837*, Agouma, 85 km S Lambaréné, déc. (fl.), P; *Sébire 488 SRF*, Ramboué, 90 km SE Libreville, nov. (fl.), P.

4. *Acioa librevillensis* R. Letouzey, *sp. nov.*

Frutex sarmentosus. *Stipulae lanceolatae*, *hispidulae*. *Lamina elliptica* (8-10 × 4-5 cm), *basi apiceque acuta*, *acuminata*; *nervi laterales* 4-5-jugi et *nervus praecipuus sparsim infra hispidi*. *Racemi* (3-5 cm) *axillares subterminales*; *bractae reflexae*, *lanceolatae*; *pedicelli graciles*; *bracteolae* 5-palmatilobae-palmatipartitae *glandulosae*, *suboppositae*, *subterminales*. *Flores parvi* (receptaculum 7-10 mm, *sepala* 4-5 mm, *andracium* 20-25 mm, *filamenta* ca. 15). *Fructus ignotus*.

TYPE : *Klein 55*, Gabon (holo-, P; iso-, B).

Arbre ± grimpant (sarmenteux?). Jeunes rameaux éparsément hispides avec poils apprimés puis glabrescents. Stipules fixées vers la base du pétiole, lancéolées, 3-4 mm. Pétiole 3-5 mm, hispiduleux. Limbe elliptique, 8-10 × 4-5 cm, largement aigu à la base et au sommet, celui-ci acuminé (5 × 3 mm); nervure médiane et limbe parfois un peu falciformes; 4-5 paires de nervures latérales, toutes nervures et éventuellement nervilles éparsément hispides dessous; 2 grosses glandes circulaires à la base du limbe dessous, quelques petites glandes circulaires sous l'acumen, parfois aussi de part et d'autre de la nervure médiane vers le haut et vers le bas du limbe.

Racèmes solitaires, terminaux et surtout axillaires vers l'extrémité



Pl. 5. — *Acioa letestui* R. Let. : 1, rameau avec fleurs $\times 2/3$; 2, stipules $\times 4$; 3, feuille dessous $\times 2/3$; 4, bractée $\times 6$; 5, bractéoles $\times 8$; 6, fleur (pét. excl.) $\times 3/2$; 7, rameau avec jeunes fruits $\times 1$; 8, fruit $\times 1$. (1, 3-6, 8, *Le Testu* 9352; 2, *Letouzey* 5626; 7, *De Wilde* 1919).

des rameaux, 3-5 cm de longueur, à axe éparsément hispide; pédoncule court (inf. 1 cm), garni de quelques bractées profondément tricuspidées, extérieurement densément hispiduleuses avec poils ascendants; bractées rapidement réfléchies, lancéolées, 3 mm de longueur, \pm hispiduleuses au sommet et parfois garnies sur leur marge vers la base de 1-2 glandes brièvement stipitées; portion des pédicelles sous l'articulation grêle 10-15 mm, obliquement dressée, portant presque au sommet 2 bractéoles subopposées palmatilobées-palmatipartites avec 5 glandes longuement stipitées (1-2 mm), la portion terminale articulée du pédicelle ne dépassant pas le sommet de la bractéole supérieure. Pédicelle de la fleur désarticulée 2-6 mm. Réceptacle 7-10 mm, nettement gibbeux à la base, glabre; sépales 4-5 mm, glabres en ce qui concerne les parties exposées à l'extérieur dans le bouton, ailleurs couverts d'une pubescence soyeuse argentée, clairsemée sur les faces internes, dense sur les marges externes, le sépale paraissant mince et nervuré; pétales (rares sur l'échantillon) 4-5 mm; androcée 20-25 mm, environ 15 filets.

Infrutescence et fruit inconnus. — Pl. 4.

NOTES TAXONOMIQUES :

Acioa librevillensis R. Let. est très proche d'*Acioa gillettii* De Wild. du Congo, du Zaïre et d'Angola mais s'en distingue essentiellement par ses bractéoles subterminales 5-palmatipartites (non placées au milieu du pédicelle et 3(-5)-palmatiséquées), ses fleurs plus petites à sépales de 4-5 mm de hauteur (non 8-10 mm), l'androcée étant aussi plus court (20-25 mm au lieu de 30-40 (-50) mm) et moins fourni (env. 15 filets au lieu de 20-30); cette espèce paraît de plus isolée géographiquement.

Par suite d'une erreur, F. PELLEGRIN (*in herb.* P) l'a rapprochée antérieurement d'*Acioa parvifolia* Engl. = *Acioa unwinii* De Wild., synonymes d'*Acioa smeathmannii* Baill., espèce de Sierra Leone que DE WILDEMAN, par inattention, semble-t-il, a dénommée *Acioa parviflora* Engl. (Bull. Jard. Bot. Brux. 7 : note p. 191, 1920); la taille réduite des fleurs d'*Acioa librevillensis* R. Let. peut en définitive expliquer la méprise de F. PELLEGRIN.

NOTES PHYTOGÉOGRAPHIQUES :

Acioa librevillensis R. Let. n'est connue que par un seul échantillon provenant du Cap Esterias au Gabon.

MATÉRIEL GABONAIS ÉTUDIÉ : Klein 55 type, (non Klaine), Cap Esterias près Libreville, févr. (fl.), B, P.

5. *Acioa letestui* R. Letouzey, *sp. nov.*

— ? *Acioa tessmannii* ENGLER, Pflanzenwelt Afrikas 3, 1 : 311 (1915), *nom. nud.* Voir note taxonomique ci-après.

— *Acioa scabrifolia* auct. non HUA : DE WILDEMAN, Bull. Jard. Bot. Brux. 7 : 206 (1920), *p.p.*, *quoad specimen Tessmann 221 tantum.*

Arbor. Ramuli glabri lenticellati. Stipulae lineares. Lamina glabra, elliptica (6-11,5 × 3,5-6 cm), saepe leviter ovata, basi apiceque obtusa, acuminata; nervi laterales 4-5-jugi. Racemi (3-8 cm) terminales axillaresque, glabri; bractea ovata vel lanceolata, glandulosa; flores numerosi, alabastrum globosum glabrum; basis pedicellorum (5-10 mm) bracteolis 2 alternis lanceolatis 5-7-dentatis glandulosisque instructa. Receptaculum 5-6 mm, tubulosum vel anguste infundibuliforme supra pedicelli vestigium 6-10 mm longum; sepala petalaeque 4-5 mm; andræcium 20-25 mm, filamenta ca. 15. Drupæ globulosæ (2-3 × 2-2,5 × 1,7 cm in vivo), bullatae.

TYPE : *Le Testu* 9352, Gabon (holo-, P).

Arbre atteignant 60 cm de diamètre et 25 m de hauteur totale mais à fût court (6 m), à cime globuleuse. Rhytidome gris rougeâtre se desquamant en fines écailles longitudinales. Bois de cœur très dur, brun orangé et ± rougeâtre vers le centre. Jeunes rameaux glabres. Stipules linéaires, 3-6 mm, parfois subdenticulées. Pétiole 3-5 mm. Limbe glabre, elliptique, 6-11,5 × 3,5-6 cm, fréquemment un peu ovale, largement aigu à obtus à la base et au sommet, celui-ci acuminé avec apex obtus; nervures latérales (3-) 4-5 paires; 2 (-3) grosses glandes circulaires sous la base en général triangulairement rétrécie du limbe.

Racèmes solitaires terminaux ou axillaires subterminaux, glabres, 3-8 cm de longueur avec pédoncule 0,5-2 cm; bractées ovales à lancéolées-triangulaires, env. 2-3 mm, à marge souvent subglanduleuse, voire glanduleuse vers la base, occasionnellement (1-) 2 (-3) grosses glandes latérales cratériformes vers le milieu de la hauteur. Fleurs nombreuses formant parfois corymbe vers le haut du racème; bouton floral globuleux, un peu pointu, glabre; portion des pédicelles sous l'articulation 5-10 (-15) mm, pourvue, entre leur milieu et l'articulation, de 2 bractéoles alternes, rarement subopposées, lancéolées, 1-1,5 mm, 5-7-dentées avec glandes substipitées à stipitées vers la base, la portion terminale articulée du pédicelle dépassant un peu le sommet de la bractéole supérieure en général. Pédicelle de la fleur désarticulée 6-10 mm. Réceptacle 5-6 mm, tubuleux ou étroitement obconique et ± gibbeux à la base; sépales verts, 4-5 mm, glabres pour les parties exposées à l'extérieur dans le bouton floral (avec marges externes subglanduleuses en extrémité des nervures parfois), ailleurs couverts d'une dense pubescence laineuse argentée; pétales blancs, obovales avec base obtuse, 4-5 mm de hauteur; androcée 20-25 mm, environ 15 filets.

Infrutescences peu garnies de fruits portés sur de forts pédoncules, ne dépassant pas 10-20 mm, munis au sommet des sépales réfléchis. Drupe globuleuse atteignant 2-3 × 2-2,5 × 1,7 cm (*in vivo*), à surface bosselée puis ridée mamelonnée, de teinte vert pâle puis vert brunâtre, tomentelleuse avec poils hispiduleux épars. — Pl. 5.

NOTES TAXONOMIQUES :

La détermination *Acioa tessmannii* Engl., *nom. nud.* (*loc. cit.* : 311), aurait très vraisemblablement pu être adoptée pour désigner cette espèce car l'échantillon *Tessmann* 221 (*in herb.* K!) de Guinée équatoriale paraît se situer à l'emplacement de ce taxon dans la clef établie par ENGLER,

malgré les imperfections de celle-ci, d'une part et, d'autre part, seul cet échantillon de TESSMANN, parmi les *Acioa* et les Chrysobalanacées, nous paraît correspondre à cette classification sommaire. L'holotype possible pour *Acioa tessmannii* Engl. nom. nud. semble avoir disparu de l'Herbier de Berlin, aucun isotype ne paraît figurer à Hambourg¹ et l'isotype possible de Kew ne porte que les mentions « *Griffonia barteri* Hook. f. ex Oliv. » de la main de ce dernier semble-t-il, puis « *Acioa scabrifolia* Hua » de la main de DE WILDEMAN (cf. Bull. Jard. Bot. Brux. 7 : 206, 1920). Par prudence nomenclaturale a donc été choisie la nouvelle désignation *Acioa letestui* R. Let.

Cette espèce est très proche d'*Acioa barteri* Hook. f. ex Oliv. mais s'en distingue rapidement par son réceptacle glabre et son fruit globuleux, ce dernier caractère la différenciant aussi d'*Acioa scabrifolia* Hua à réceptacle également glabre, toutes réserves étant cependant faites quant à la connaissance incomplète et imprécise des fruits de ces deux autres espèces.

Des rapprochements sont aussi possibles avec *Acioa lehmbachii* Engl. mais ici la feuille possède une nervure médiane pubescente et 5-7 (-9) paires de nervures latérales, le limbe n'est pas garni au-dessous de glandes bien visibles, l'inflorescence est \pm ramifiée, les bractées sont dépourvues de glandes, les bractéoles plus profondément divisées, enfin la drupe serait pointue.

NOTES PHYTOGÉOGRAPHIQUES :

Acioa letestui R. Let. est connue au Cameroun, mais seulement à l'Est de la longitude de Yaoundé, en Guinée équatoriale (Tessmann 221, K!) et au Gabon, vers les confins camerounais et guinéens d'une part et en haute Ngounyé d'autre part.

Au Cameroun, cette espèce est signalée dans les forêts périodiquement inondées au long des rivières et dans les raphiales marécageuses sur sol sablo-argileux.

Comme suite aux notes taxonomiques ci-dessus, il doit être souligné qu'*Acioa scabrifolia* Hua n'est connue que de la Guinée au Ghana. *Acioa barteri* Hook. f. ex Oliv. s'étend par contre de la Sierra Leone au Gabon, mais dans ce dernier territoire ainsi qu'au Cameroun elle paraît se cantonner au voisinage de l'Océan (Libreville, Campo, Bipindi, Kribi). En ce qui concerne *Acioa lehmbachii*, localisée dans le Sud Est nigérian et dans les régions voisines du Cameroun, il est à noter qu'elle a été retrouvée (Bates 855) au voisinage de la boucle du Dja où elle cohabite alors avec *Acioa letestui* R. Let. (Bates 1740).

1. Par suite d'une erreur typographique dans le fascicule 7 de la Flore du Cameroun (R. LETOUZEY : Les Botanistes au Cameroun, 1968), il faut lire page 58, en ce qui concerne le dépôt des collections de TESSMANN : HBG (et non G), l'Herbier de Hambourg possédant 170 numéros de ce récolteur (entre n° 1 et 1100). On peut ajouter que c'est l'Herbier de Berlin qui, en 1913, détenait les collections originales de TESSMANN : Sér. A (1906-1907) n° 1 à 147 et Sér. B (1907-1909) n° 1 à 1104.

MATÉRIEL CAMEROUNAIS ÉTUDIÉ : *Bates 1740*, Bitye, 50 km ENE Sangmélina (fl.), P; *Breteler 932* (= *Letouzey 3263*), rive de la Sanaga près Goyoum, 20 km W Deng Deng, janv. (fl.); *1646*, près du Nyong, 40 km SE Yaoundé, juill. (fr.); *2795*, rive de la Doumé près Bimba, 40 km SW Batouri, avr. (fr.); *omnes P*, WAG; *De Wilde W. c.s. 1919*, 30 km S Mbalmayo, févr. (fl., j. fr.), P, WAG; *Letouzey 3143*, Nyamtimbi, près de la Doumé, région de Bertoua, févr. (fl., j. fr.); *3263* (= *Breteler 932*), rive de la Sanaga près Goyoum, 20 km W Deng Deng, janv. (fl.); *5626*, 10 km ENE Mesok, 50 km E Lomié, août (fl., bois); *omnes P* et *YA p.p.*

MATÉRIEL GABONAIS ÉTUDIÉ : *Le Testu 6537*, Mbigou, juill. (fl.), BM, BR, P; *9352* type, La Lara, 30 km S Mitzié, oct. (fl., fr.), P.

R.L. : CNRS. Laboratoire de Phanérogamie
et Laboratoire associé du CNRS,
n° 218. Muséum - PARIS.

F.W. : Department of Botany and Forestry
University of Oxford.
South Parks Road. OXFORD OX1 3RB.

OBSERVATIONS SUR LES EUPHORBES CORALLIFORMES DE MADAGASCAR

par F. FRIEDMANN & G. CREMERS

RÉSUMÉ : Le complexe « *Euphorbia leucodendron* » se révèle composé de 2 espèces distinctes. Pour des raisons de typification l'une doit s'appeler *E. alluaudii* Drake, l'autre apparemment non encore décrite est appelée *E. famatamboay* Friedmann & Cremers. Une sous-espèce nouvelle de cette dernière, subsp. *itampolensis*, est décrite et l'espèce connue sous le nom de *E. onoclada* Drake devient une sous-espèce de *E. alluaudii*.

Les deux espèces à large répartition se sont différenciées de façon parallèle en des sous-espèces à aire restreinte et écologiquement plus spécialisées.

ABSTRACT: The *E. leucodendron* complex appears to be composed of 2 distinct species. After examination of the available types, the first species is found to be *E. alluaudii* Drake, the second previously undescribed, is named *E. famatamboay*. A new subspecies of the latter, subsp. *itampolensis* is described and the species known as *E. onoclada* is reduced to a subspecies of *E. alluaudii*.

The two species are rather widely distributed and have evolved similarly into two more localised and ecologically specialised subspecies.

*
* *

Les Euphorbes « coralliformes » (LEANDRI, 1952-53) sont de petits arbres unisexués, dioïques, à rameaux charnus, à feuilles rapidement caduques. Leur aire de répartition est essentiellement limitée au Sud-Sud Ouest de Madagascar.

Ce groupe de plantes du genre *Euphorbia* L. comporte une quinzaine d'espèces dont certaines sont encore mal connues.

A PROPOS DE L'EUPHORBIA LEUCODENDRON DRAKE

Cette espèce a été décrite par DRAKE del CASTILLO en 1903, puis étudiée par COSTANTIN & GALLAUD (1905), POISSON (1912), DENIS (1921), LEANDRI (1966).

Ces auteurs ont présenté cette espèce comme étant un arbuscule buissonnant ou un petit arbre atteignant 3 m de hauteur. Le port est ovoïde globuleux (DRAKE). Les rameaux sont ascendants, sauf les inférieurs qui sont légèrement décombants (DRAKE, LEANDRI). Les rameaux sont consti-

tués d'articles cylindriques, charnus, d'environ 10 cm de longueur sur 1 cm d'épaisseur, obtus à fusiformes au sommet, contractés à la base (DRAKE). Les articles sont marqués par des cicatrices foliaires. Ils ont à la base un sillon de désarticulation (LEANDRI).

Les feuilles sont ovales, lancéolées, sessiles, très petites et caduques, entourées à la base par un disque annulaire glanduleux.

Les cyathiums sont unisexués, au sommet des rameaux, groupés par cymes de 3 à 8.

Les capsules sont stipitées, à 3 coques arrondies, glabres.

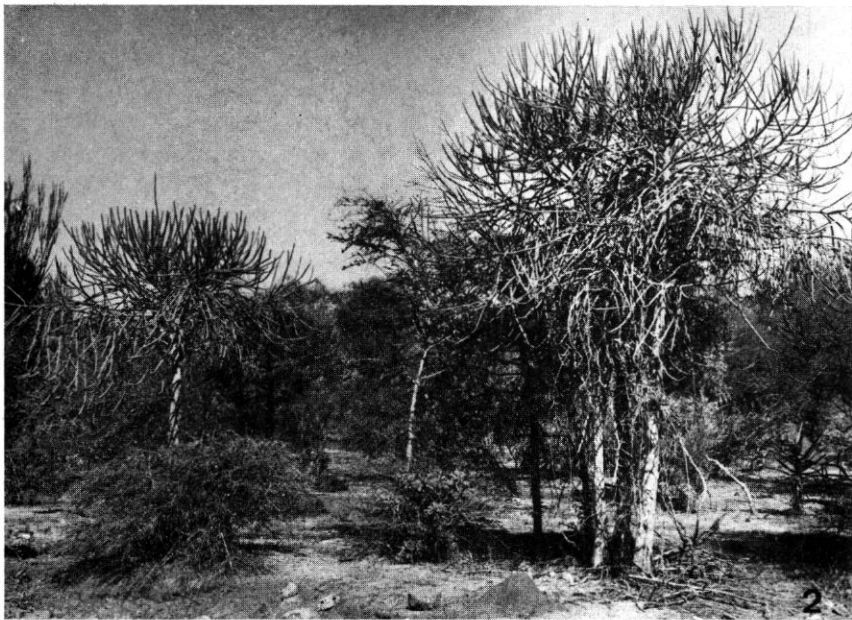
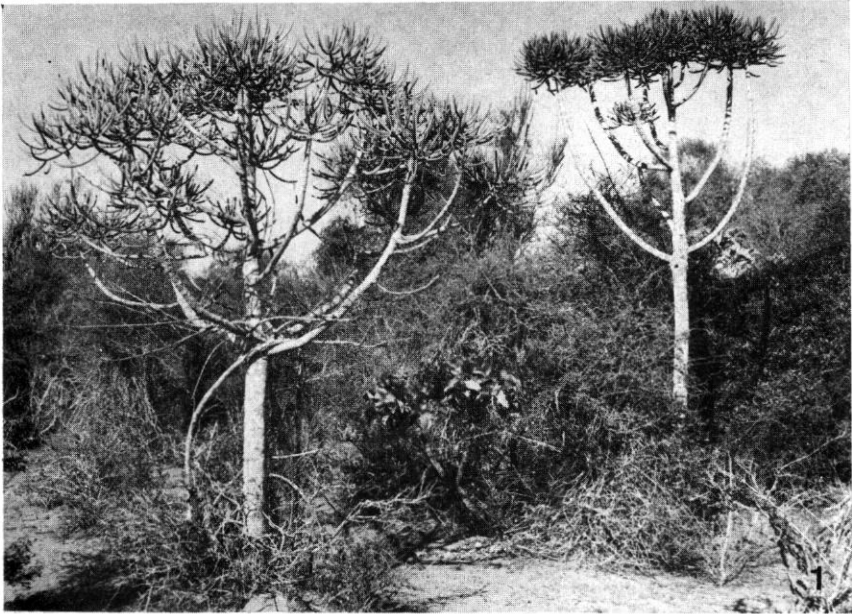
Or, *in situ* nous avons pu rencontrer un grand nombre de plantes pouvant correspondre à cette description, ce qui nous a permis de voir à quel point cet ensemble n'était pas homogène. S'il est exact qu'il n'est pas toujours aisé de différencier les espèces sur les échantillons d'herbier, sur le vivant il est facile de les dissocier au moins en deux taxons. Nous donnons une description aussi complète que possible des deux taxons, que nous appellerons d'abord A et B, puis les comparerons. Dans la discussion nous donnerons les arguments qui, d'après la bibliographie et l'examen des échantillons d'herbier déposés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, permettent de les nommer.

DESCRIPTION DES DEUX TAXONS

EUPHORBIA A (Pl. 1, 1).

C'est un petit arbre de 3 à 4 m de hauteur, atteignant parfois 8 m en forêt. Le tronc atteint un diamètre de 15 à 20 cm, c'est un monopode à croissance rythmique saisonnière atténuée par le faible accroissement annuel de l'axe principal.

Les rameaux latéraux sont dressés, au sommet du tronc, puis en descendant le long de celui-ci, les rameaux ne sont plus qu'ascendants aux extrémités, les inférieurs sont décombants. Les rameaux sont des monopodes à croissance rythmique saisonnière bien marquée, présentant de place en place des « étranglements », correspondant aux arrêts de croissance; il faut cependant noter que les « étranglements » peuvent être absents chez les jeunes pieds et plus particulièrement ceux poussant en sous-bois, dont la croissance est plus ou moins continue. Chaque accroissement, correspondant au terme d'« article » donné par les différents auteurs, est cylindrique, d'environ 1 cm de diamètre et séparé du suivant par un de ces « étranglements », qui porte les cicatrices des inflorescences. La longueur des articles est fonction de l'intensité de la croissance : elle varie de quelques centimètres sur des rameaux sénescents à 50 cm et plus sur les rameaux jeunes. Les rameaux peuvent s'allonger ainsi longtemps et porter de nombreux (plus de 10) « articles » successifs. C'est pourquoi les rameaux les plus âgés sont décombants sous leur propre poids. La ramification a lieu le plus souvent dans la partie distale des accroissements, mais on peut en rencontrer aussi dans la partie basale. Les rameaux sont verts et assurent l'assimilation chlorophyllienne. Ils peuvent aussi être recouverts d'un



Pl. 1. — 1, *Euphorbia alluaudii* Drake (Espèce A); 2, *Euphorbia famatamboay* Friedmann & Cremers (Espèce B).

exsudat cireux plus ou moins épais, et avoir alors une couleur plus glauque. Parfois cet exsudat est très abondant et devient pulvérulent.

Les feuilles, très éphémères, sont insérées sur un petit anneau brun rougeâtre, glanduleux; elles sont sessiles, mais peuvent parfois avoir un pétiole de 1 à 1,5 mm; le limbe est lancéolé, $4-7 \times 2-4$ mm, étalé ou en forme de gouttière, papilleux sur les deux faces.

Il n'y a pas de zone d'abscission (équivalent au « sillon de désarticulation », LEANDRI, 1966) à la base des rameaux, qui ne sont pas caducs, ce qui fait que toutes les ramifications sont conservées; les branches âgées de la base de la couronne meurent et subsistent longtemps sous forme de « bois mort ». Après leur désagrégation lente et progressive, il reste sur le tronc des creux plus ou moins circulaires qui marquent leur emplacement (Pl. 2, 1).

La floraison a lieu au printemps (septembre) à la partie apicale des rameaux (Pl. 2, 2). Il faut noter cependant que sur quelques rares plantes très vigoureuses, nous avons rencontré une floraison située sur le quart distal des rameaux. Les plantes sont unisexuées. Les cymes ♂ comportent environ 8 cyathiums larges de 4 mm. Les cymes ♀ comportent environ 3 cyathiums hémisphériques larges de 3 mm. Cyathophylles 2, petites, scarieuses, triangulaires, mucronées, connées à la base, 1-2 mm de hauteur. Glandes 5, réniformes à elliptiques, contiguës. Bractées interglandulaires petites et aiguës. Ovaire rond, 1,5 mm de diamètre, pédonculé, calice subtronqué. Styles 3, soudés sur la moitié de la hauteur; stigmates courtement bilobés. Cyathiums à 25 étamines à filets longs de 4 mm.

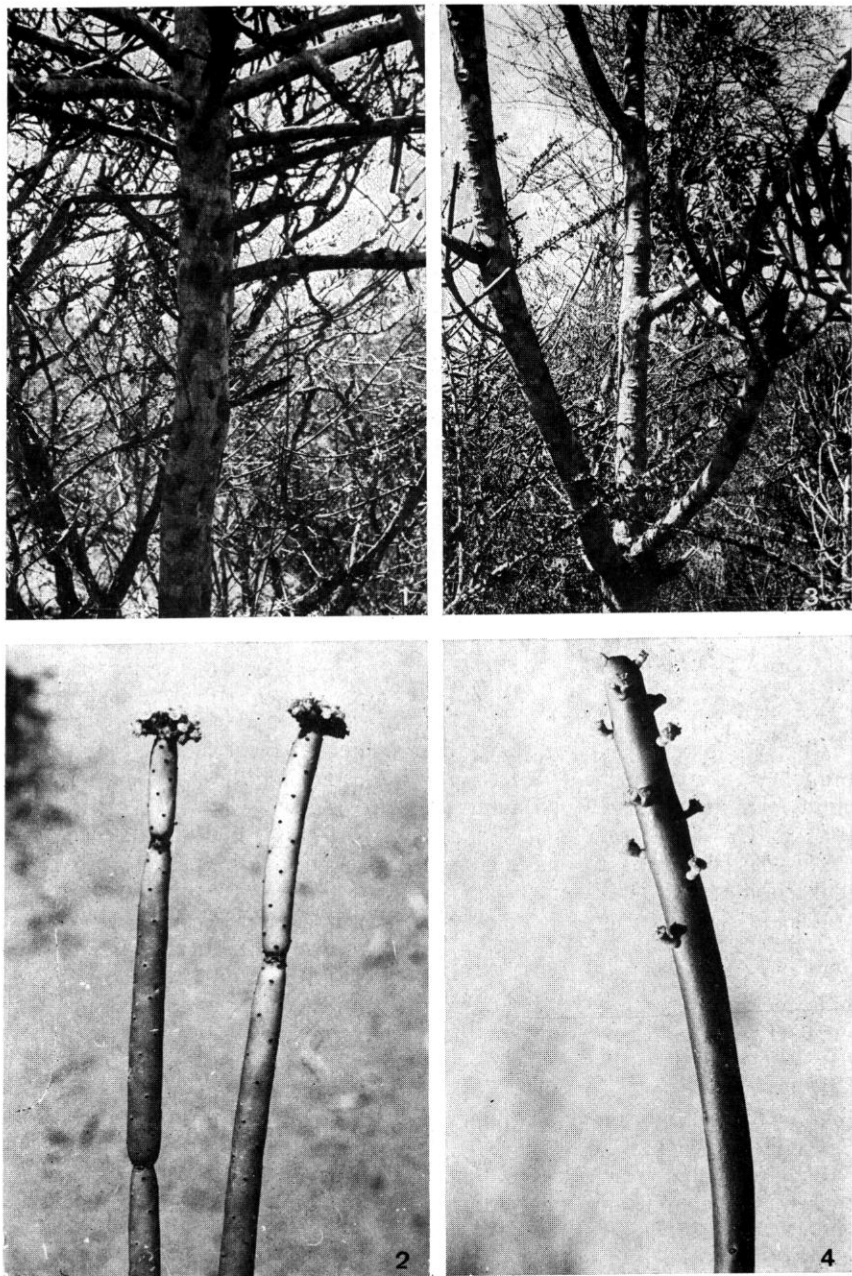
Les fruits sont des capsules, glabres, à 3 coques ovoïdes, arrondies, surmontant un pédicelle de même longueur que le fruit.

EUPHORBIA B (Pl. 1, 2).

C'est un petit arbre d'abord monocaule, puis se ramifiant souvent à moins d'un mètre du sol, mais il arrive que cela n'ait lieu qu'à 3-4 m du sol. La taille maximum rencontrée est de 6 m.

Le tronc est un monopode à croissance rythmique saisonnière. Les axes secondaires à leur tour peuvent avoir rythmiquement des rameaux tertiaires. C'est l'ordre ultime rencontré pour les axes lignifiés, car tous ces axes portent à leur extrémité des rameaux courts caducs, verts et assurant l'assimilation chlorophyllienne. Ce qui fait que l'on ne rencontre chez les pieds âgés qu'une petite couronne de ces rameaux courts à l'extrémité des axes lignifiés.

Les rameaux courts sont cylindriques, longs de 15-20 cm, d'environ 1 cm de diamètre, obtus au sommet, ne présentant aucun étranglement lors des arrêts de croissance, qui sont seulement traduits par une diminution de la taille des entrenœuds. Ils sont verts jaunâtres ou plus ou moins pigmentés, marqués par les cicatrices foliaires. Ces rameaux ont à la base une zone d'abscission (sillon de désarticulation), laissant après leur chute une cicatrice bien visible sur les rameaux lignifiés (Pl. 2, 3). Les rameaux



Pl. 2. — *Euphorbia alluaudii* Drake : 1, détail du tronc; 2, inflorescences. — *Euphorbia famatamboay* Friedmann & Cremers : 3, détail du tronc; 4, inflorescences.

charnus ont une durée de vie courte (environ 2 à 3 ans), après quoi ils sont caducs au niveau de la zone d'abscission.

Les feuilles sont insérées sur un petit anneau brunâtre, glanduleux; le pétiole mesure à peine 1 mm; le limbe triangulaire est mucroné, plié en gouttière, 3×2 mm.

La floraison a lieu au printemps (septembre) sur le tiers distal des rameaux courts, les seuls à être florifères (Pl. 2, 4). Les plantes sont unisexuées, dioïques. Les cymes ♂ comportent 3 cyathiums (parfois cyathiums solitaires) de 5 mm de largeur et de 3 mm de hauteur. Les cyathiums ♀ sont isolés et mesurent 3,5 mm de largeur et 4 mm de hauteur. Cyathophylles 2, quadrangulaires, 2×2 mm, \pm découpées au sommet. Glandes 5, ovales, se touchant, vertes à roses. Bractées interglandulaires fimbriées au sommet, légèrement plus hautes que les glandes. Ovaire trigone vert, pédonculé; calice à 3 lobes peu marqués sous les côtes de l'ovaire. Styles 3, épais, verdâtres, soudés sur le tiers inférieur, formant une gouttière à la face supérieure; stigmates bilobés. Cyathiums ♂ à 25 étamines en 5 groupes, filets longs de 3 mm.

Les fruits sont trigones, verts à rougeâtres sur les faces exposées au soleil, dressés quand ils sont jeunes puis retombants, pubescents, 6×6 mm, sur un pédoncule de 8 mm; graines 3, carénées sur la face dorsale, 3×2 mm.

CARACTÈRES DISTINCTIFS DES DEUX TAXONS :

A	B
Chez les pieds âgés, présence de branches mortes sur le tronc, leur chute laissant des creux \pm circulaires (Pl. 2, 1).	Chez les pieds âgés le tronc et les rameaux lignifiés sont nus (Pl. 3, 3).
A la base des rameaux pas de zone d'abscission.	A la base des rameaux courts, présence d'une zone d'abscission.
Pas de cicatrices.	Cicatrices circulaires, bien visibles, un peu en relief, provenant de l'abscission des rameaux.
Rameaux présentant des étranglements successifs, et s'allongeant indéfiniment.	Rameaux ne présentant pas d'étranglements (il y a seulement des raccourcissements des entrenœuds), à croissance en longueur limitée.
Floraison le plus souvent à l'apex des rameaux (Pl. 2, 2).	Floraison sur le tiers distal des rameaux (Pl. 2, 4).
Cymes ♂ d'environ 8 cyathiums.	Cymes ♂ de (1-) 3 cyathiums.
Cymes ♀ d'environ 3 cyathiums.	Cymes ♀ de 1 cyathium.

Au vu de ces différences on peut affirmer qu'il s'agit de 2 espèces nettement distinctes l'une de l'autre.

La présence de rameaux courts caducs, chez l'espèce B suffit à elle

seule à la différencier de l'espèce A. La présence ou l'absence de ce caractère détermine le port bien différent des 2 espèces.

RÉPARTITION-ÉCOLOGIE

Les deux espèces ont leur optimum dans le Domaine du Sud. Dans cette zone elles poussent souvent en mélange. La pluviométrie est d'environ 500-600 mm.

L'espèce A semble avoir des aptitudes écologiques plus amples et se retrouve dans les Domaines du Centre et de l'Ouest dans des stations particulières (où les conditions édaphiques stationnelles compensent l'augmentation de la pluviosité générale).

RECHERCHE DE LA NOMENCLATURE

En herbier les échantillons de l'espèce A sont appelés *Euphorbia leucodendron* Drake, ceux provenant de l'espèce B sont appelés parfois *Euphorbia alluaudii* Drake. Pouvons-nous d'emblée utiliser ces 2 noms pour nos espèces?

Reprenons les diagnoses originales de DRAKE (1903) :

Euphorbia leucodendron Drake

Arbuscule buissonnant, de port ovoïde-globuleux, branches inférieures ascendantes, à rameaux plus jeunes charnus, articulés; articles (de 10 cm de long, de 1 cm d'épaisseur) ronds, obtus au sommet, contractés à la base, marqué par les cicatrices des feuilles tombées, couvert d'un indument blanc, cireux, pulvérulent. Feuilles éparses, ovales-lancéolées, sessiles, entourées à la base par un disque annulaire glanduleux. Cymes unisexuées, 3-5, au sommet des rameaux, bractées et bractéoles ovales, aiguës, ciliées, à fleurs solitaires ou ternées; les centrales sessiles, les latérales pédicellées; périanthe hémisphérique, à dents petites ciliées; glandes oblongues; capsule stipitée, obpyramidale, trigone.

Decorse s.n., brousse du Sud de Madagascar.

Euphorbia alluaudii Drake

Arborescente, à tronc peu élevé, ou parfois presque nul, à rameaux grandement intriqués; rameaux charnus articulés (articles de 10 cm et plus de long, 1 cm de large). Feuilles inconnues. Fleurs unisexuées. Cymes en petit nombre, groupées au sommet des rameaux, très courtes, pédoncule en coussinet : mâles de 8-16 fleurs; femelles de 1-4. Périanthe cupuliforme (2 mm) entouré à la base par des bractées ovales aiguës, courtes, lobes petits; glandes charnues.

Capsule obovoïde, trigone (7 mm), brièvement stipitée (2 mm).

Grandidier s.n., Tongobory, septembre-octobre 1901.

« Cette espèce a été trouvée également par M. ALLUAUD à Andrahomana. »

Le manque de précision de ces diagnoses ne permet pas d'attribuer avec certitude un de ces noms à nos espèces et aucune autre diagnose ne peut correspondre à l'espèce A ou B.

La référence à des holotypes est impossible, ceux-ci n'ayant pas été désignés par DRAKE (1903). COSTANTIN & GALLAUD (1905) ont réétudié¹ le matériel de DRAKE. Ce matériel est actuellement en grande partie introuvable et a probablement disparu.

Nous n'avons trouvé qu'un échantillon d'herbier de GRANDIDIER : « sans n^o, Tongobory, 25.9.1901 » dont les références (collecteur, localité, date) correspondent au matériel étudié, cité pour *E. alluaudii* par DRAKE qui fait toutefois allusion à une autre récolte en octobre 1901. En conséquence, nous désignons l'échantillon de GRANDIDIER comme lectotype de *E. alluaudii*.

C'est un fragment de notre espèce « A », bien reconnaissable aux « étranglements » visibles sur l'échantillon. Aucun élément de la diagnose ne s'oppose à ce rapprochement. De plus le caractère « fleurs ♂ groupées par 8-16 correspond bien à l'espèce A (dans l'ensemble les cyathiums sont nettement plus nombreux par cyme chez l'espèce A, que chez l'espèce B).

La localité du type, citée par DRAKE pour *E. alluaudii*, Tongobory, n'abrite que l'espèce A que nous avons retrouvée là en abondance.

A Andrahomana, l'espèce A existe également en abondance, l'espèce B y est aussi présente, mais moins fréquente.

L'espèce A, bien connue jusqu'à présent sous le nom d'*E. leucodendron*, doit donc s'appeler en fait *E. alluaudii* Drake.

Pouvons-nous appliquer le binôme *E. leucodendron* à l'espèce B?

Dans sa diagnose de *E. leucodendron*, DRAKE dit que cette espèce a été récoltée par DECORSE dans le Sud de Madagascar. Il ne donne pas d'autre précision. Nous n'avons trouvé aucun échantillon de DECORSE susceptible d'être pris pour type de cette espèce. D'autre part, la diagnose est trop imprécise et ne nous permet pas de dire que le nom de *E. leucodendron* s'applique à telle espèce bien caractérisée. Nous ne pouvons donc choisir de néotype. Le binôme *E. leucodendron* peut être considéré comme douteux et nous donnerons un nom nouveau à l'espèce B².

1. COSTANTIN & GALLAUD, 1905 : « Ce travail a présenté quelques difficultés, car aucun des nombreux échantillons types sur lesquels M. DRAKE avait établi ses descriptions ne portait d'étiquette; ils étaient le plus souvent conservés en alcool, en fragments très minuscules et uniques... Il nous a donc fallu recommencer l'identification de toutes les espèces de M. DRAKE. Nous y sommes heureusement parvenus... »

2. Au reste il est possible que DRAKE n'ait décrit sous le nom de *E. leucodendron* qu'une forme de *E. alluaudii*. En effet M. DENIS indique comme localités de *E. leucodendron* : Androy (Decorse) et Andrahomana. Nous ne savons pas d'où il tenait cette information, mais nous avons pu constater nous-même qu'à Andrahomana les espèces A et B coexistent. L'espèce A (*E. alluaudii*) y possède des caractères que l'on trouve notés dans la diagnose de *E. leucodendron* : « indument blanc, céracé, pulvérulent » qui n'existent pas chez l'espèce B. Nous pouvons donc, avec un certain doute, mettre *E. leucodendron* en synonymie avec *E. alluaudii*. DECORSE, dans son article de 1901, décrit une euphorbe appelée *befotsy* qui, pour nous, est une forme d'*E. alluaudii*. C'est cette plante que DRAKE a décrite sous le nom de *E. leucodendron*. Il est donc probable que l'espèce B n'ait jamais été décrite bien que souvent récoltée.

DÉNOMINATION DES 2 ESPÈCES :

ESPÈCE A : **Euphorbia alluaudii** Drake

Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 9 : 43 (1903).

— ? *E. leucodendron* DRAKE, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 9 : 46 (1903); type : *Decorse s.n.*, brousse du Sud de Madagascar, non retrouvé.

LECTOTYPE : *Grandidier s.n.*, 25.9.1901, Tongobory, Madagascar, P.

ESPÈCE B : **Euphorbia famatamboay** Friedmann & Cremers, *sp. nov.*

Planta fruticosa ad 5-6 m alta; rami longi nudi ramulis brevibus, confertis, carnosiss, caducis, cylindricis, haud ceraceis coronati, ramulorum delapsorum cicatrices valde conspicuas exhibentes. Cyathia solitaria vel terna versus ramulorum floriferum tertiam superiorem partem disposita.

TYPE : *Friedmann 1909*, environs de Beloha (holo-, P!).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : Menarandra, près d'Androka (Ampanihy), *Cours 5241*; environs de Tsihombe, *Humbert & Swingle 5563*; environs d'Ampanihy, *Humbert & Swingle 5563*; Ambovombe, *Decary 3010, 3026, 3045, 3361, 3371, 3385, 9247, 9249*; Andrahomana, *Decary 10674*.

Exemplaires en culture à Tsimbazaza (Tananarive),

UNE SOUS-ESPÈCE DE *E. FAMATAMBOAY*

Dans une aire très localisée, il existe des plantes appartenant à la même espèce, légèrement différentes du type : les arbustes sont plus trapus, ne dépassant pas 3 m de hauteur; ils ont des rameaux plus épais (15 mm de diamètre) couverts d'un exsudat cireux blanchâtre, cyathiums plus petits, les ♂ larges d'environ 3 mm, hauts de 3,5 mm (les ♀?).

Hormis ces différences quantitatives, ces plantes sont de plus strictement calcicoles. Elles ne poussent jamais en mélange avec la forme typique.

En culture au Jardin Botanique de Tsimbazaza à Tananarive, elles n'ont pas une croissance normale sans un apport calcique (la forme typique n'en a pas besoin).

Cultivées en plein air ces plantes gardent leur port plus ramassé, leur couleur plus blanchâtre et une croissance plus lente que la forme typique cultivée dans les mêmes conditions.

En serre, par contre, avec des arrosages fréquents, le port se modifie profondément, les rameaux charnus deviennent plus grêles, plus longs et perdent totalement leur pellicule cireuse épidermique. La forme typique, toujours en serre, garde pratiquement son port naturel, seule sa croissance est plus rapide.

Cultivées dans des conditions artificielles identiques, les 2 formes sont modifiées et tendent à se ressembler plus que dans la nature, sans toutefois devenir identiques, en particulier la forme trapue a toujours une croissance plus lente que la forme typique quelles que soient les conditions de culture.

Compte tenu d'une part des grandes ressemblances dans les caractères généraux (surtout caducité des rameaux courts), d'autre part des différences : exigence en calcaire, croissance lente, port trapu, nous considérons que la forme calcicole est une sous-espèce de *E. famatamboay*.

Nous n'avons trouvé ces plantes que dans une aire limitée, aux environs du village d'Itampolo, sur la côte SW, elle est aussi signalée plus au Sud. Son aire connue est très limitée. Elle serait donc inféodée à ce biotope aride qui caractérise les formations calcaires du rebord ouest du Plateau Mahafaly.

Euphorbia famatamboay* subsp. *itampolensis Friedmann & Cremers, subsp. nov.

A typo differt ramis crassioribus (max. 15 mm diametentibus) exsudato ceraceo subalbido tectis, cyathiis minoribus.

TYPE : *Humbert & Capuron* 29739, embouchure de la Menarandra, Bevoalava-Ankazondranto, bush xérophile sur calcaire (holo-, P!).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : Basse vallée de la Menarandra (rive droite) de Bevoalava vers Ampanihy, *Leandri* 4133; Itampolo, *Cremers* 2347.

Exemplaires en culture à Tsimbazaza (Tananarive).

SUR L'IDENTITÉ DE *E. ONCOCLADA* DRAKE

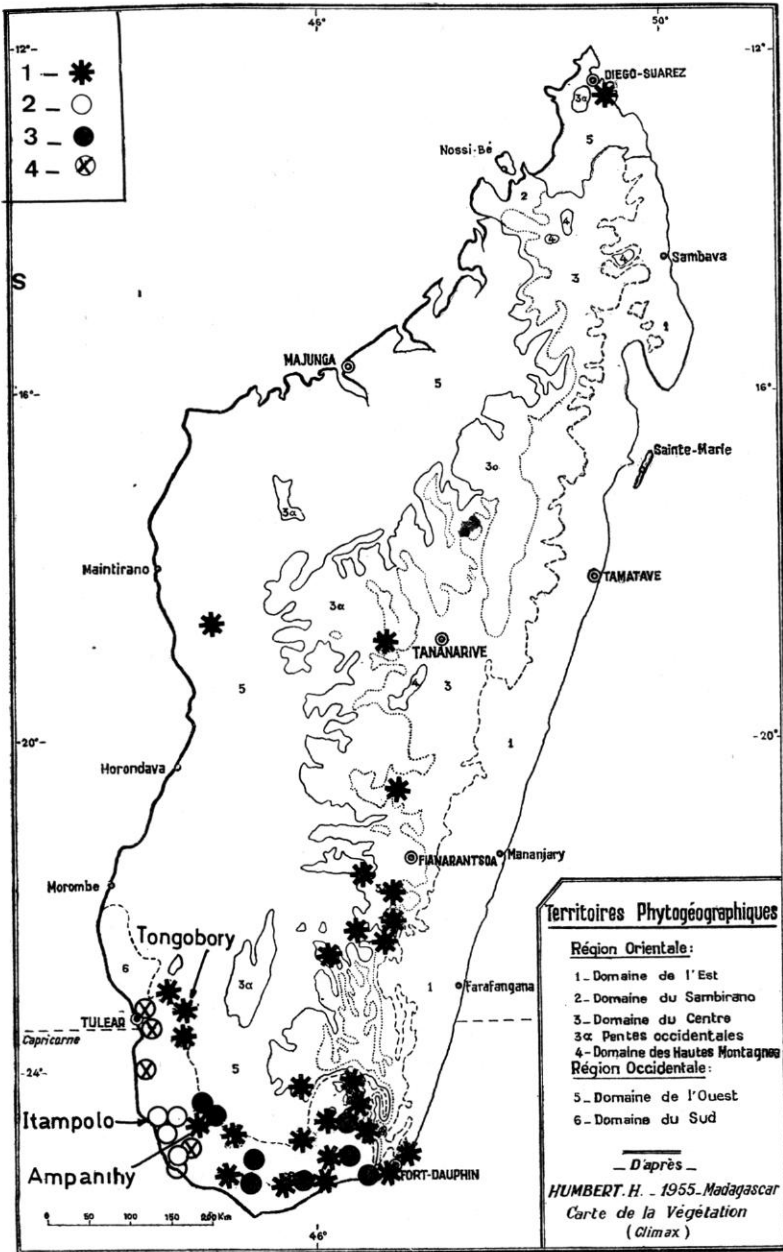
Ce biotope limité à une étroite bande côtière allant de Tuléar au Cap Sainte-Marie abrite un certain nombre de taxons endémiques parmi lesquels on peut citer : *Alluaudia montagnacii* Rauh, *Kalanchoe grandidieri* Baillon ex Grandidier, *K. rhombopilosa* Mann. & Boit., etc.

E. onoclada Drake fait également partie de ce biotope. Cette euphorbe coralliforme se caractérise par ses rameaux en « chapelets de saucisses » dus à l'abondance des étranglements marquant les arrêts de croissance.

Par ailleurs cette espèce est très voisine de l'espèce A, *E. alluaudii* (anciennement *E. leucodendron*) par le mode de croissance : rameaux cylindriques à croissance indéfinie, pliant sous leur propre poids et finissant par mourir et se dessécher sur place, et par la disposition des inflorescences groupées à l'apex des rameaux.

Ces ressemblances ont été soulignées par M. DENIS puis par LEANDRI. L'abondance des étranglements qui caractérise cette espèce n'est en fait qu'une exagération d'un phénomène qui se produit à un degré moindre chez *E. alluaudii* (voir description plus haut).

Comme pour *E. famatamboay* et sa sous-espèce *itampolensis*, ce sont là encore des différences essentiellement quantitatives qui séparent ces deux taxons. Ainsi les rameaux de *E. onoclada* sont couverts d'un exsudat cireux abondant, donnant une couleur blanchâtre à la plante, alors qu'il est le plus souvent absent chez *E. alluaudii* (existe chez les rameaux sénescents).



Pl. 3. — Carte de répartition : 1, *Euphorbia alluaudii* Drake; 2, *E. alluaudii* subsp. *onoclada* (Drake) Friedmann & Cremers; 3, *E. famatamboay* Friedmann & Cremers; 4, *E. famatamboay* subsp. *itampolensis* Friedmann & Cremers.

Les cyathiums de *E. onoclada* sont légèrement plus petits que ceux de *E. alluaudii* et de couleur brunâtre.

En culture, *E. onoclada* nécessite des apports de calcaire sinon sa croissance est arrêtée.

En serre humide sa croissance est totalement modifiée, les rameaux s'accroissent d'une façon continue et ne font plus d'« étranglements ». La croissance est malgré tout lente et l'épiderme tout en perdant presque tout son enduit cireux garde une teinte légèrement glauque.

E. alluaudii en serre a une croissance rapide et plus ou moins continue ce qui supprime pratiquement les « étranglements » sur les rameaux qui prennent une allure lianoïde. L'abondance de ces « étranglements » ou au contraire leur absence totale est conditionnée par le milieu et n'est pas due à un rythme endogène (contrairement à l'interprétation de THÉODORE, 1969).

On constate que les différences entre *E. alluaudii* et *E. onoclada* sont du même ordre que celles existant entre *E. famatamboay* et sa sous-espèce *itampolensis*.

Ceci nous amène à proposer, suivant en cela M. DENIS : « L'*E. onoclada* ne me paraît être, jusqu'à plus ample informé, qu'une forme remarquable de l'*E. leucodendron* », pour *E. onoclada* le rang de sous-espèce de *E. alluaudii*. L'autre possibilité était de donner rang d'espèce à la subsp. *itampolensis* et garder *E. onoclada* comme espèce distincte, pour donner à ces plantes un traitement taxonomique homogène. C'eût été mettre l'accent sur des différences superficielles. Les ressemblances sont bien plus profondes et témoignent d'une étroite affinité.

***Euphorbia alluaudii* subsp. *onoclada* (Drake) Friedmann & Cremers, stat. nov.**

— *E. onoclada* DRAKE, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 9 : 44 (1903).

TYPE : *Grandidier s.n.*, Sarondrano, vallée de la Lovokampy, août 1901, P!

Diffère de la forme typique par ses rameaux portant de nombreux étranglements (correspondant aux arrêts de croissance) couverts d'un exsudat cireux blanchâtre, ses cyathiums plus petits, ses aptitudes écologiques à la xérophilie et la calcicolie, et sa croissance plus lente.

Il y a donc peu de caractères morphologiques pour distinguer les deux sous-espèces. L'indication de l'origine géographique semble encore le plus sûr « caractère » pour la détermination.

En effet l'aire de répartition de la subsp. *onoclada* est distincte de celle de la sous-espèce typique. Elle est localisée au rebord Ouest du Plateau Mahafaly, entre Tuléar et le Cap Sainte-Marie. Les deux plantes ne poussent jamais en mélange.

Par contre, les aires de *E. alluaudii* subsp. *onoclada* et *E. famatamboay* subsp. *itampolensis* se recouvrent, la première étant cependant plus étendue. De même les sous-espèces typiques de *E. alluaudii* et *E. famatamboay* sont sympatriques, la première englobant la seconde.

Au sein de chacune des deux espèces, la barrière édapho-climatique qui sépare l'intérieur des terres de la bande côtière détermine deux sous-espèces vicariantes.

Chez ces deux espèces il y a donc un parallélisme remarquable dans la différenciation en fonction du milieu. Les deux formes typiques à répartition et aptitudes écologiques plus ou moins larges ont donné des formes spécialisées, à aptitudes écologiques plus étroites, adaptées à un milieu plus rigoureux.

On peut remarquer que *E. alluaudii* qui est l'espèce la plus répandue, et donc la plus « agressive » dans sa dissémination a donné une sous-espèce à aire relativement vaste.

E. famatamboay, qui a une aire moins étendue que *E. alluaudii* et semble moins compétitive, a donné une sous-espèce qui, corrélativement, a une aire minuscule et semble moins compétitive que *E. alluaudii* subsp. *onoclada* dans le biotope des plateaux calcaires.

La différenciation de ces sous-espèces a dû mettre en jeu un petit nombre de caractères, surtout d'ordre physiologique : c'est essentiellement l'aptitude à végéter sur les lithosols calcaires qui les distingue des formes typiques, aptitude qui est devenue irréversible.

Les caractères morphologiques des sous-espèces sont restés très fluctuants et plus ou moins réversibles : la dimension des cyathiums est peut-être un caractère plus stable ; l'observation en culture des différents taxons ne nous a pas renseignés sur sa variabilité.

Les différences d'aspect entre les sous-espèces typiques et les autres, qui sont si marquées dans la nature (surtout entre *E. alluaudii* et sa subsp. *onoclada*, dans leurs biotopes respectifs) ne semblent donc dues que pour une faible part à des caractères héréditaires. Ceci nous paraît justifier la hiérarchie taxonomique proposée.

BIBLIOGRAPHIE

- COSTANTIN, J. & GALLAUD, J. — Nouveau groupe de six Euphorbes habitant Madagascar, Ann. Sc. Nat. Bot., ser. 9, 2 (1905).
- DECORSE, G. — Note sur quelques plantes de l'Androy (Madagascar), Rev. Cult. Colon. 9 (82) : 68 (1901).
- DENIS, M. — Les Euphorbiées des Iles australes d'Afrique, Rev. Gén. de Bot. (1921).
- DRAKE DEL CASTILLO, E. — Note sur les plantes recueillies par M. Guillaume GRANDIDIER dans le Sud de Madagascar en 1898 et 1901, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 9 : 43-46 (1903).
- GRANDIDIER, G. — Dans le Sud de Madagascar, Bull. Mus. Hist. Nat. 3 : 174 (1902).
- LEANDRI, J. — Observations sur l'*Euphorbia onoclada* Drake et sur quelques euphorbes coralliformes malgaches, Adansonia, ser. 2, 6 (3) : 331-349 (1966).
- POISSON, H. — Recherches sur la flore méridionale de Madagascar, A. Challamel, Ed., Librairie maritime et coloniale (1912).
- RAVET, J. — Atlas climatologique de Madagascar, Publ. du Serv. Météo. de Madag., Tananarive (1948).
- THEODORE, G. — Remarques sur la croissance de l'*Euphorbia onoclada* Drake, Bull. Soc. Bot. Fr. 116 : 39-48 (1969).

O.R.S.T.O.M.
et Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

SUR LE STATUT DES *CONOPHARYNGIA* AU SENS DE STAPF

par P. BOITEAU & L. ALLORGE

RÉSUMÉ : *Apocynaceæ*, subfam. *Tabernæmontanoideæ*, trib. *Tabernæmontaneæ*. L'ex-genre *Conopharyngia* G. Don étant tombé en synonymie, le statut des espèces qui le composaient est discuté. Quatre nouveaux genres sont décrits : *Sarcopharyngia* (Stapf) Boiteau, *Camerunia* (Pichon) Boiteau, *Leptopharyngia* (Stapf) Boiteau et *Protogabunia* Boiteau. On précise en outre les limites des genres *Gabunia* Pierre ex Stapf, *Ephippiocarpa* Markgraf et *Domkeocarpa* Markgraf.

ABSTRACT: *Apocynaceæ*, subfam. *Tabernæmontanoideæ*, trib. *Tabernæmontaneæ*. In place of the late genus *Conopharyngia* G. Don, four new african genus are described: *Sarcopharyngia* (Stapf) Boiteau, *Camerunia* (Pichon) Boiteau, *Leptopharyngia* (Stapf) Boiteau and *Protogabunia* Boiteau. The boundaries of the genus *Gabunia* Pierre ex Stapf, *Ephippiocarpa* Markgraf and *Domkeocarpa* Markgraf are defined.

* * *

Dans un travail précédent (1), il a été montré que le genre *Conopharyngia* G. Don devait être considéré comme synonyme de *Pandaca* Noronha ex Du Petit-Thouars. Ces deux genres ont, en effet, pour type la même espèce : *Pandaca retusa* (Lam.) Markgraf (6), de Madagascar; et le nom *Pandaca* (1806) doit être préféré à *Conopharyngia* (1837).

Mais on sait que STAPF (10) a rangé dans le genre *Conopharyngia* un certain nombre d'espèces africaines. Cette appellation est encore communément rencontrée dans les collections botaniques et chez les horticulteurs. Il convenait donc de déterminer sous quel nom générique devaient être rangées les espèces précédemment considérées comme faisant partie de ce genre.

Trois hypothèses de travail étaient permises :

1. les intégrer au très vaste et très confus amalgame appelé *Tabernæmontana sensu lato*. C'est ce qu'ont fait PICHON (8) et plus récemment HUBER (4);

2. les ranger dans le genre *Pandaca* puisque ce genre est désormais repris pour les espèces malgaches (7);

3. les distinguer en un ou plusieurs genres spécifiquement africains.

Pour trancher, il convient non seulement d'étudier la morphologie comparée des *Tabernæmontana sensu stricto*, tous américains, des *Pandaca*

malgaches et des espèces africaines en cause, mais encore d'essayer, en s'appuyant sur l'ensemble des informations morphologiques, anatomiques, palynologiques et chimiotaxonomiques disponibles, de reconstituer la phylogenèse de ces trois groupes afin de préciser s'ils appartiennent bien à un même ensemble ou, au contraire, à deux ou trois phylums distincts.

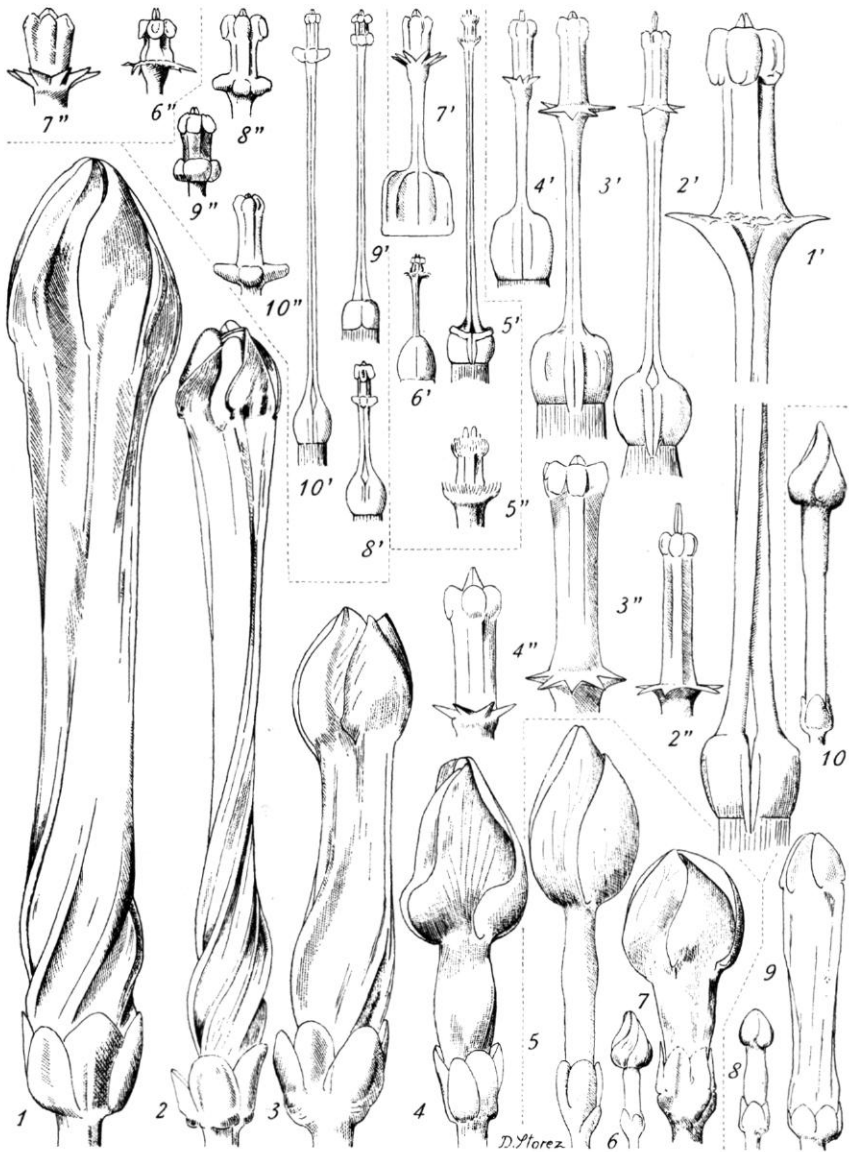
MORPHOLOGIE COMPARÉE DES TROIS GROUPES

Les *Tabernaemontana* L. au sens strict se distinguent au premier coup d'œil des espèces africaines tant par leur appareil végétatif que par leurs fleurs. Les feuilles sont membraneuses, souvent pubescentes, avec des stipules intrapétiolaires absentes ou réduites et adnées au pétiole. Les fleurs (Pl. 1, 8, 9, 10), sont nettement plus petites, à corolle peu épaisse et tendre, facile à disséquer; le tube est étroit, non tordu dans sa partie basale, long de 5,5 à 16 mm. Les anthères, petites, longues de 2,2 à 2,6 mm, sont insérées dans la partie supérieure du tube et souvent partiellement exsertes. L'ovaire a des carpelles étroitement apprimés l'un contre l'autre, non bordés sur leur face de contact. Le style égale 1 fois 1/2 à 6 fois la longueur de la clavoncule; cette dernière est petite, longue de 0,7-0,9 mm (dilatation basale non comprise), avec une collerette basale peu différenciée, à cinq lobes charnus, épais, mais non coriaces. Le style est fistuleux et comporte un canal conducteur des tubes polliniques; il est tendre, ne comportant jamais de sclérenchyme et n'est ni tordu, ni spiralé.

Les ex-*Conopharyngia* ont toujours des feuilles beaucoup plus grandes, souvent coriaces, à stipules intrapétiolaires très développées, non adnées au pétiole. Les fleurs (Pl. 1, 1, 2, 3, 4) sont grandes ou très grandes, à corolle épaisse, souvent très coriace, difficile à disséquer. Le tube large ou très large, très fortement tordu à la base, atteint 30 à 90 mm de longueur. Les anthères grandes ou très grandes (5,5 à 25 mm) sont toujours profondément incluses dans le tube, le plus souvent insérées dans sa partie inférieure et en tout cas au-dessous de la moitié. L'ovaire présente des carpelles bordés à leur face de contact par des contreforts débordant souvent latéralement et pénétrant parfois dans une dépression du réceptacle. Le style ne dépasse pas 2 fois 1/2 la longueur de la clavoncule. Celle-ci est toujours grande ou très grande : 1,5 à 5 mm de hauteur (collerette basale non comprise), à dilatation basale bien différenciée en collerette à dix lobes aigus, coriaces. Le style est plein, sans canal conducteur, souvent coriace et tordu en spirale.

Ces différences morphologiques montrent nettement l'existence de deux ensembles distincts : espèces américaines, d'une part, que nous considérons comme les seuls vrais *Tabernaemontana*; espèces africaines, d'autre part.

Entre les *Pandaca* malgaches et les ex-*Conopharyngia* africains, les distinctions sont plus subtiles. Si l'on se base sur l'espèce-type du genre *Pandaca*, *P. retusa* (Lamarck) Markgraf (Pl. 1, 7), il est certain qu'on



Pl. 1. — Variations du bouton floral $\times 2$, du gynécée (') $\times 5$, et de la clavoncule (") $\times 10$: *Sarcopharyngia* (Stapf) Boiteau : 1, *Sarcopharyngia contorta* (Stapf) Boiteau (voir aussi Pl. 7); 2, *Conopharyngia crassa* Stapf (Heitz 20); 3, *Conopharyngia brachyantha* Stapf (Le Testu 2621); 4, *Conopharyngia ventricosa* Stapf (Chase 6749); ces trois noms devront faire l'objet de combinaisons nouvelles. — *Pandaca* Noronha ex Du Petit-Thouars : 5, *Pandaca ciliata* (Pichon) Markgraf (Razafy 5 RN); 6, *Pandaca minutiflora* (Pichon) Markgraf (Debray 1521); 7, *Pandaca retusa* (Lamarck) Markgraf (Capuron 27153 SF). — *Tabernamontana* L. *sensu stricto* : 8, *Tabernamontana wulschlaegelii* Griseb. (Harris 10342); 9, *Tabernamontana citrifolia* L. (Houllet 4); 10, *Tabernamontana amygdalifolia* Jacq. (Schmith 1653).

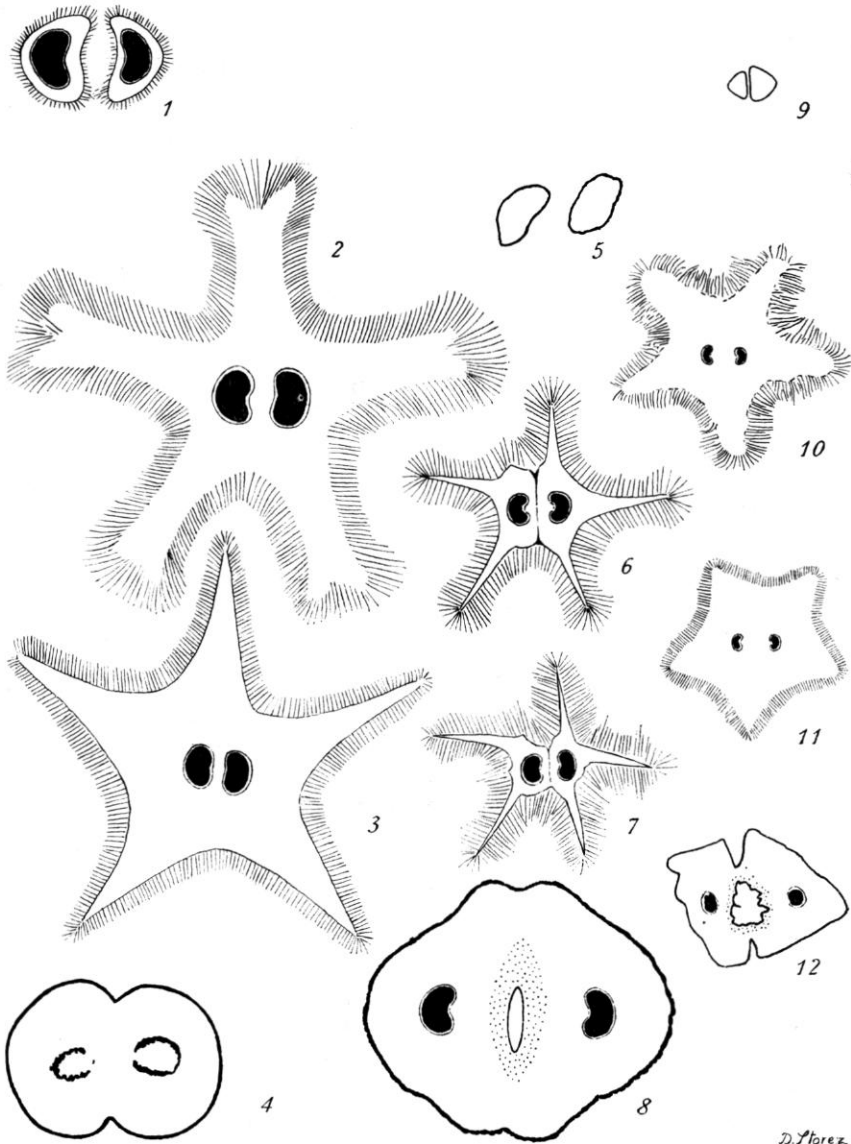
trouve des affinités très nettes avec un arbuste africain représenté (Pl. 1, 4), décrit tout d'abord sous le nom de *Tabernæmontana ventricosa* Hochst. ex DC. Mais, d'une part, *P. retusa* est une espèce surtout littorale qui a peu évolué; d'autre part, il occupe une place très spéciale dans l'ensemble des *Pandaca*. Quant à *Tabernæmontana ventricosa* Hochst. (première variété décrite d'une espèce beaucoup plus vaste comme nous le verrons dans un travail ultérieur), il est surtout représenté au Natal, c'est-à-dire à l'extrême sud-est de la zone aujourd'hui occupée par les ex-*Conopharyngia*. C'est vraisemblablement la raison pour laquelle STAPF, sans jamais l'avoir écrit à notre connaissance, envisagea l'éventualité d'un ancêtre commun entre ses *Conopharyngia* et les *Pandaca* Malgaches.

Maintenant que le genre *Pandaca* est révisé (7), il est devenu plus intéressant de comparer l'ensemble de ses espèces, dont la plupart étaient inconnues à l'époque de STAPF, avec les espèces africaines que nous connaissons également mieux.

Ce qui frappe alors, c'est que les espèces malgaches présentent entre elles de très grandes différences qui n'ont pu être que le résultat d'une longue endoévolution. Il existe, par exemple, des *Pandaca* à carpelles soudés et à fruit syncarpe : *P. humblotii* (Baillon) Markgraf, *P. callosa* (Pichon) Markgraf et *P. speciosa* Markgraf, caractère qui nous semble devoir être considéré chez les *Tabernæmontaneæ* comme archaïque. Il existe aussi des *Pandaca* dont les stigmates sont fort longs, par exemple : *P. caducifolia* Markgraf et *P. longituba* (Pichon) Markgraf, ce qui pourrait être, là aussi, la marque d'un archaïsme relatif. Enfin l'appareil végétatif lui-même est très varié chez les *Pandaca* : depuis des espèces à feuilles très membraneuses, caduques en saison sèche (*P. caducifolia* déjà nommé) jusqu'à d'autres aux grandes feuilles coriaces persistantes (par exemple *P. crassifolia* (Pichon) Markgraf) beaucoup plus proches de l'aspect des ex-*Conopharyngia*.

Les espèces africaines que nous grouperons au sein du nouveau genre *Sarcopharyngia* (une ancienne section de STAPF), sont dans leur ensemble exemptes des caractères d'apparence archaïque que nous venons de signaler chez les *Pandaca*. Il nous semble donc sûr qu'il existait des *Pandaca* à Madagascar avant la séparation africano-malgache, mais il nous paraît difficile d'admettre que ce soit à partir de ces *Pandaca* archaïques qu'aurait pu se constituer l'ensemble africain qui nous occupe. Tout au plus pourrait-on penser, comme nous l'avons déjà dit, qu'une espèce du sud-est africain comme *Tabernæmontana ventricosa* Hochst., proche par son origine des premiers *Pandaca*, aurait pu, après la séparation de Madagascar, donner la nombreuse descendance des *Sarcopharyngia*.

Les différences d'ensemble entre ces deux groupes sont : la clavoncule, toujours beaucoup plus basse chez les espèces malgaches que chez les africaines; les anthères plus petites et insérées dans la partie supérieure du tube, au-dessus de la moitié, avec quelques espèces ou variétés à étamines nettement exsertes par leur sommet; l'absence de torsion de la base du tube de la corolle et de la base du style, quasi-générale par contre chez les espèces africaines. Il faut y ajouter, au moins chez certains *Pandaca*,



D. Florez.

Pl. 2 — Coupes anatomiques transversales : au niveau des stigmates (1, 5, 9), sommet de la clavoncule (2, 7, 10), base de la clavoncule (3, 6, 11), style (4, 8, 12). — 1-4, *Sarcopharyngia* sp. (*Le Testu 1621*) ; stigmates ciliés et fortement vascularisés ; pas de méat conducteur dans le style. — 5-8, *Pandaca caducifolia* Markgraf (*S.F. 27330*, Madagascar) : clavoncule bipartite ; méat régulier dans le style. — 9-12, *Tabernæmontana citrifolia* (*Fournet s.n.*, Guadeloupe) : méat diverticulé dans le style. (Grossissements $\times 40$, sauf 8 $\times 110$).

la présence d'un canal conducteur des tubes polliniques; l'existence fréquente d'appendices latéraux plus ou moins développés de part et d'autre du filet staminal au niveau où celui-ci se soude au tube de la corolle, caractère inconnu dans le phylum africain (voir Pl. 2).

TENDANCES ÉVOLUTIVES ET PHYLOGENÈSE DES ESPÈCES AFRICAINES ET MALGACHES

Dans toute la tribu des *Tabernæmontaneæ* Boiteau & Sastre (2), on constate des tendances évolutives qu'il importe de bien préciser si l'on veut tenter de reconstituer la phylogénèse des espèces. Ces tendances intéressent notamment :

a) l'appareil stigmatique : longueur relative des stigmates proprement dits et différenciation de plus en plus poussée de la clavoncule et de ses ornements;

b) la soudure originelle des carpelles et leur libération progressive, généralement parallèle à l'évolution du fruit : syncarpe, hémisyncarpe puis apocarpe;

c) la forme des pollens.

En ce qui concerne l'appareil stigmatique, la clavoncule proprement dite, d'abord à peine distincte du sommet du style, s'en distingue de plus en plus nettement; elle s'enfle progressivement, s'orne à la base de cinq renflements charnus puis d'une collerette de mieux en mieux différenciée; elle peut aussi s'élargir et se différencier à son sommet; sa section transversale, d'abord circulaire, devient pentagonale, puis en étoile à cinq branches, enfin de plus en plus compliquée du fait de l'apparition de cannelures et de costules verticales. Parallèlement, les stigmates, d'abord très longs, plus longs en tout cas que le corps clavonculaire, c'est-à-dire la clavoncule non comprises ses dilatations basale et éventuellement apicale, se réduisent progressivement semble-t-il à de très petits apicules, beaucoup plus courts que la clavoncule proprement dite.

A ces deux égards, les ex-*Conopharyngia* de STAPF (10) sont hétérogènes.

On sait que STAPF distinguait dans son genre deux sections, très inégales par leur nombre d'espèces : les sections *Sarcopharyngia* et *Leptopharyngia*, toutes deux retenues ultérieurement comme sous-genres par PICHON.

Les *Sarcopharyngia* de STAPF constituent un ensemble très homogène, à une seule exception près, *Conopharyngia penduliflora* Stapf, que cet auteur ne rattachait d'ailleurs qu'avec un point de doute (?) au genre *Conopharyngia*. Pour cette même espèce, PICHON (8) créa plus tard la section *Camerunia* de son genre *Tabernæmontana sensu lato*.

Nous proposerons plus loin la création d'un genre *Camerunia*, distinct des *Sarcopharyngia*.

La section *Leptopharyngia* ne comprenait qu'un seul représentant : *Conopharyngia elegans* Stapf, du Mozambique. Cet arbuste est reconnaissable parmi tous les autres *Conopharyngia* au sens de STAPF, par ses stigmates

nettement plus longs que la clavoncule elle-même, et par sa clavoncule présentant une collerette à la base, mais ne dépassant pas 0,5 mm de hauteur et n'ayant pas la coupe en étoile à cinq branches caractéristique des *Sarcopharyngia*. Cette ancienne section de STAPF doit, à notre avis, constituer le genre *Leptopharyngia* qui, dans l'état actuel de nos connaissances, paraît monospécifique.

PICHON (8) avait pensé pouvoir lui rattacher *Gabunia letestui* Pellegrin qui présente, en effet, des stigmates aussi longs que la clavoncule. Les fruits, comprimés dans le sens dorsiventral, ailés, de couleur orangé à maturité, l'éloignent nettement des *Leptopharyngia* dont les fruits sont globuleux, non ailés et verts à maturité, comme ceux des *Sarcopharyngia*. Nous décrivons plus loin une espèce nouvelle ayant des caractères analogues. C'est pourquoi il nous paraît nécessaire de grouper ces deux espèces, dont les affinités avec le genre *Gabunia* sont manifestes, en un genre nouveau que nous nommerons *Protogabunia*.

PICHON (8) a aussi proposé le rattachement au genre *Leptopharyngia* (pour lui sous-genre de *Tabernaemontana sensu lato*) de deux autres espèces.

L'une : *Conopharyngia humilis* Chiovenda, doit à notre avis être attribuée au genre *Ephippiocarpa* Markgraf dont nous préciserons plus loin les caractères.

L'autre : *Domkeocarpa pendula* Markgraf, constitue un genre énigmatique dont tout le matériel a été détruit lors de l'incendie du Musée de Berlin-Dahlem le 1^{er} mars 1943. Elle est originaire du Mont Cameroun et aucun matériel nouveau ne semble en avoir été récolté depuis lors.

Le genre *Leptopharyngia* tel que nous venons de le délimiter, réduit à une espèce d'Afrique sud-orientale, notamment du Mozambique, a des affinités surtout marquées avec le genre malgache *Hazunta* Pichon. Ils ont en commun : le port arbustif, une clavoncule à dilatation apicale absente, de grands stigmates soudés à la base en colonne stigmatique sur une hauteur appréciable. Il se distingue, par contre, des *Hazunta* par ses fruits; ceux de *Leptopharyngia*, comme nous l'avons déjà dit, sont gros, charnus, à méricarpes globuleux, tardivement déhiscent; alors que ceux des *Hazunta* sont à péricarpe plus mince, à méricarpes semi-lunaires, anguleux, à déhiscence plus précoce. Notons que le genre *Hazunta* proprement dit existe probablement aussi en Afrique continentale au moins pour une de ses espèces : *Hazunta coffeoides* (Bojer) Pichon signalée aux îles Seychelles et Comores, mais que nous pensons avoir identifiée dans du matériel récolté à Zanzibar et en Tanzanie.

Le genre *Protogabunia*, comprenant deux espèces de la zone guinéo-congolaise, a bien effectivement, au moins sur certaines fleurs, de grands stigmates plus ou moins soudés en colonne stigmatique à leur base (Pl. 4), et un port d'arbuste érigé comme les *Leptopharyngia*. Mais ses autres caractères, notamment ses fruits comprimés dans le sens dorsiventral ailés, de couleur orangé à maturité, le rapprochent plutôt du genre *Gabunia* d'ailleurs endémique de cette même région.

Le genre *Ephippiocarpa* Markgraf se distingue des *Leptopharyngia* par ses carpelles soudés jusqu'à mi-hauteur et ses fruits hémisyncarpes.

Il s'en rapproche, au contraire, par ses grands stigmates, sa clavoncule à dilatation apicale absente. Avec deux espèces limitées à l'Est africain, l'une dans le Gazaland, tout au sud, l'autre en Somalie, tout au Nord, il fait figure de relique et semble devoir être considéré comme plus archaïque encore que les *Leptopharyngia*.

La soudure des carpelles semble en effet, dans ce groupe, être la marque des formes les plus archaïques. Nous avons vu qu'on la trouve chez certains *Pandaca* paraissant antérieurs à la séparation africano-malgache. En Afrique, elle n'est complète que chez les genres *Tabernanthe* et *Domkeocarpa*. Les fruits hémi-syncarpes d'autres *Pandaca*, comme *P. eusepala* (DC.) Markgraf, se retrouvent en Afrique chez le seul genre *Ehippiocarpa*. Toutes les autres *Tabernamontaneæ* ont des carpelles libres et des fruits apocarpes.

Un autre caractère auquel nous avons déjà fait allusion, celui des pollens, semble montrer aussi dans ce groupe des tendances évolutives. Vera MARKGRAF a bien voulu faire pour nous un premier travail de microscopie optique demeuré inédit. Elle a montré que les pollens ont quatre pores ronds dans les genres qui paraissent les plus archaïques : *Ehippiocarpa*, *Protogabunia* et les *Pandaca* à fruits syncarpes ou hémi-syncarpes; des pores allongés en *colpi* chez les *Pandaca* à fruits apocarpes, les *Hazunta* et *Leptopharyngia*; enfin, un grand *colpus* équatorial chez les *Tabernamontana sensu stricto* (américains) et les *Sarcopharyngia*. Ces travaux préliminaires montrent au moins qu'il n'y a pas opposition entre les tendances évolutives basées sur la morphologie et celles qu'on peut dès maintenant apercevoir en palynologie. Une étude d'ensemble des pollens des *Apocynaceæ* en microscopie électronique vient d'être entreprise par le Dr S. NILSSON (*) et apportera des précisions supplémentaires.

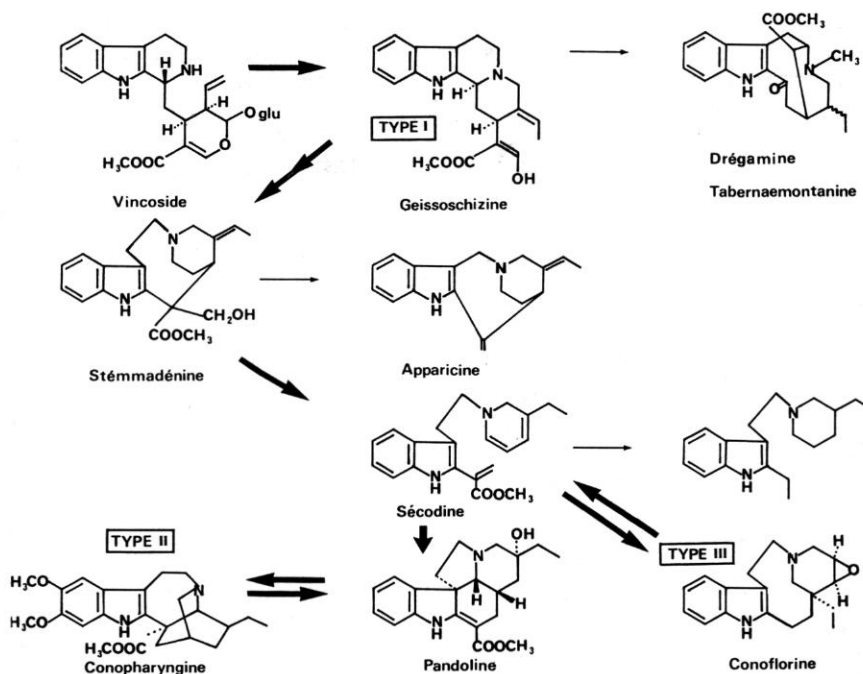
Les genres *Ehippiocarpa* et *Leptopharyngia* ont leur origine géographique dans l'Est africain. Ces deux genres nous paraissent être les plus représentatifs de ce qu'ont pu être les ancêtres des *Sarcopharyngia*. Dans ce dernier genre, les espèces qui nous semblent les moins évoluées, comme *S. ventricosa*, sont également localisées dans l'Est ou le Sud-Est, alors que les espèces à très grandes fleurs, beaucoup plus spécialisées, ont gagné peu à peu la zone guinéo-congolaise.

VOIES DE LA BIOSYNTHESE DES ALCALOÏDES INDOLIQUES ET PHYLOGENÈSE DES *TABERNAMONTANEÆ*

Depuis le travail fondamental de JANOT, LE MEN & GARNIER (5), il est généralement admis que les alcaloïdes indoliques dérivent de trois squelettes fondamentaux respectivement appelés : type I : corynanthane, type II : ibogane, type III : aspidofermane.

La planche 3 montre qu'à partir d'un alcaloïde de type I comme la geissoschizine se constituent des alcaloïdes du même type, notamment la

(*) Palynologiska Laboratoriet, Naturhistoriska Riksmuseet, 10405 Stockholm 50.



Pl. 3. — Voies de la biosynthèse des alcaloïdes indoliques chez les *Tabernamontaneae*. Les structures moléculaires de la dregamine et celle de la tabernamontanine ne diffèrent que par l'orientation du groupe éthyle, situé au-dessous du plan chez la première et au-dessus chez la seconde, *trait ondulé*. (Voir le texte).

dregamine et la tabernamontanine, qu'on trouve chez toutes les *Tabernamontaneae*. A partir de la geissoschizine, prennent aussi naissance des substances intermédiaires comme la stemmadénine et la sécodine. Mais à partir de cette dernière, deux voies, d'ailleurs réversibles, sont possibles : l'une vers les alcaloïdes de type II, comme la conopharyngine; l'autre vers les alcaloïdes de type III, comme la conoflorine. Suivant les résultats de la synthèse réversible, dans chacune de ces voies, et ceci en fonction de l'équipement enzymatique et partant génétique, on assistera à une accumulation privilégiée, soit des alcaloïdes de type II, soit des alcaloïdes de type III, soit d'un mélange de ces deux types.

Dans le phylum des *Tabernamontaneae* américaines et notamment chez les *Tabernamontana sensu stricto*, on trouve, outre les alcaloïdes de type I, un mélange d'alcaloïdes des types II et III, montrant un équilibre relatif entre ces deux voies biosynthétiques. Des constatations analogues peuvent être faites pour les genres malgaches, notamment les *Pandaca*, *Hazunta* et *Pandacastrum*. De même chez le vaste genre *Ervatamia* (abusivement incorporé aux *Tabernamontana* par de nombreux auteurs) qui s'étend de l'Asie du sud-est jusqu'à la Polynésie.

Par contre, chez les *Tabernamontaneae* africaines, on ne trouve très

généralement que des alcaloïdes du type II, s'ajoutant bien entendu à ceux du type I. C'est notamment le cas dans le genre *Leptopharyngia*. *L. elegans* a en effet été récemment étudié par GABETTA & coll. (3). Ses alcaloïdes monomères sont exclusivement la dregamine et la tabernæmontanine, donc du type I; mais il est cependant capable de faire la synthèse du type II, car ses alcaloïdes dimères relativement abondants (conduramine, tabernælegantine, etc.) résultent de la combinaison de deux bases; l'une de type II, l'autre de type I.

Tous les *Gabunia* et *Sarcopharyngia* étudiés jusqu'ici, à une seule exception sur laquelle nous allons donner des précisions, ne renferment également que des alcaloïdes des types I et II, aussi bien chez leurs monomères que chez leurs dimères. L'exception est l'ex-*Conopharyngia longiflora* de STAPF, que nous considérons comme un *Sarcopharyngia*; il est le seul à avoir fourni la conoflorine qui appartient au type III. Cette même espèce renferme d'ailleurs aussi un dimère, la vobtusine, qui résulte de la combinaison de deux monomères du type III.

Ainsi, sur le plan chimique, il est possible de distinguer au sein des *Tabernæmontanæ*, un *phylum africain* caractérisé par la prépondérance très générale des alcaloïdes de type II et la quasi-absence des alcaloïdes de type III. Ce phylum se distingue d'une part du *phylum américain*, d'autre part du *phylum malgacho-océanien* chez lesquels la voie biosynthétique aboutissant au type III est sensiblement aussi active que celle qui mène au type II.

Le fait d'avoir englobé dans un amalgame hétérogène, sous le nom de *Tabernæmontana*, des espèces américaines, africaines, malgaches, asiatiques et océaniques, sans aucune discrimination, fait auquel s'ajoute malheureusement en ce qui concerne les travaux chimiques de fréquentes erreurs de déterminations, n'a pas contribué, c'est le moins qu'on puisse dire, aux progrès de la chimio-taxonomie dans ce groupe difficile.

Un travail d'ensemble sur la chimio-taxonomie des *Tabernæmontanæ* est en cours à l'Institut de Chimie des Substances Naturelles du C.N.R.S., sous la direction de P. POTIER et fera l'objet de publications ultérieures plus détaillées.

PARTICULARITÉ DU PHYLUM AFRICAÏN

Pour les diverses raisons morphologiques, anatomiques et chimiques que nous avons exposées, les *Sarcopharyngia* africains, ne nous semblent pouvoir dériver ni des *Tabernæmontana* américains, ni des *Pandaca* malgaches.

Si l'on veut que la systématique reflète la phylogénèse de ce groupe, comme c'est son rôle de le faire, un genre devant dans toute la mesure du possible être l'ensemble des espèces d'un même phylum, il est impossible de faire entrer dans un même genre *Tabernæmontana*, trois ensembles séparés les uns des autres depuis des dizaines de millions d'années et dont l'évolution essentielle s'est produite postérieurement à leur séparation.

Autant il paraît souhaitable chez les *Apocynaceæ*, et notamment dans la sous-famille des *Plumerioideæ* qui paraît la plus archaïque, comme l'avait déjà très bien noté PICHON, de traiter comme des ensembles les genres dont l'évolution essentielle s'était effectuée avant la partition gondwaniennne, par exemple les genres *Landolphia* ou *Rauvolfia* qui comme on le sait, présentent à la fois des espèces américaines, africaines et malgaches, sans parler d'autres régions encore, autant il nous paraît relever d'une regrettable tendance à la confusion de le faire pour certains genres appartenant aux *Echitoideæ* et aux *Tabernæmontanoideæ*, c'est-à-dire, de l'avis général, aux deux sous-familles les plus modernes, car l'essentiel de leur évolution s'est effectué postérieurement à la partition du Gondwana.

Ceci a d'ailleurs été bien compris, grâce aux travaux de WOODSON et de PICHON, notamment, en ce qui concerne les *Echitoideæ*. Il reste à le faire sur des bases aussi précises que possible pour les *Tabernæmontanoideæ*.

C'est pourquoi la phylogénèse des *Tabernæmontaneæ* que nous avons tenté d'esquisser, rend nécessaire la distinction :

- d'un genre *Tabernæmontana* américain;
- d'un genre *Pandaca* malgache;
- et de genres spécifiquement africains.

Des trois hypothèses de travail que nous avons avancées au début de cette note, seule la troisième nous paraît donc devoir être admise.

PROBLÈMES TAXONOMIQUES ET COMBINAISONS NOUVELLES

STAPP (11) notait déjà : « Among the *Tabernæmontanoideæ* the *Tabernæmontana* had grown, by the addition of numerous (often imperfectly known) species, into an assembly of most incongruous types. With the alternatives of reducing all the *Tabernæmontanoideæ* to one genus or breaking up *Tabernæmontana* into several genera, as already proposed by PIERRE and SCHUMANN, I decided in favour of the latter as being the only way of obtaining genera approximately equivalent to those composing the two other tribes ¹. One result of the study of the *Tabernæmontanoideæ* of both hemispheres was the exclusion of *Tabernæmontana* from the Old World. »

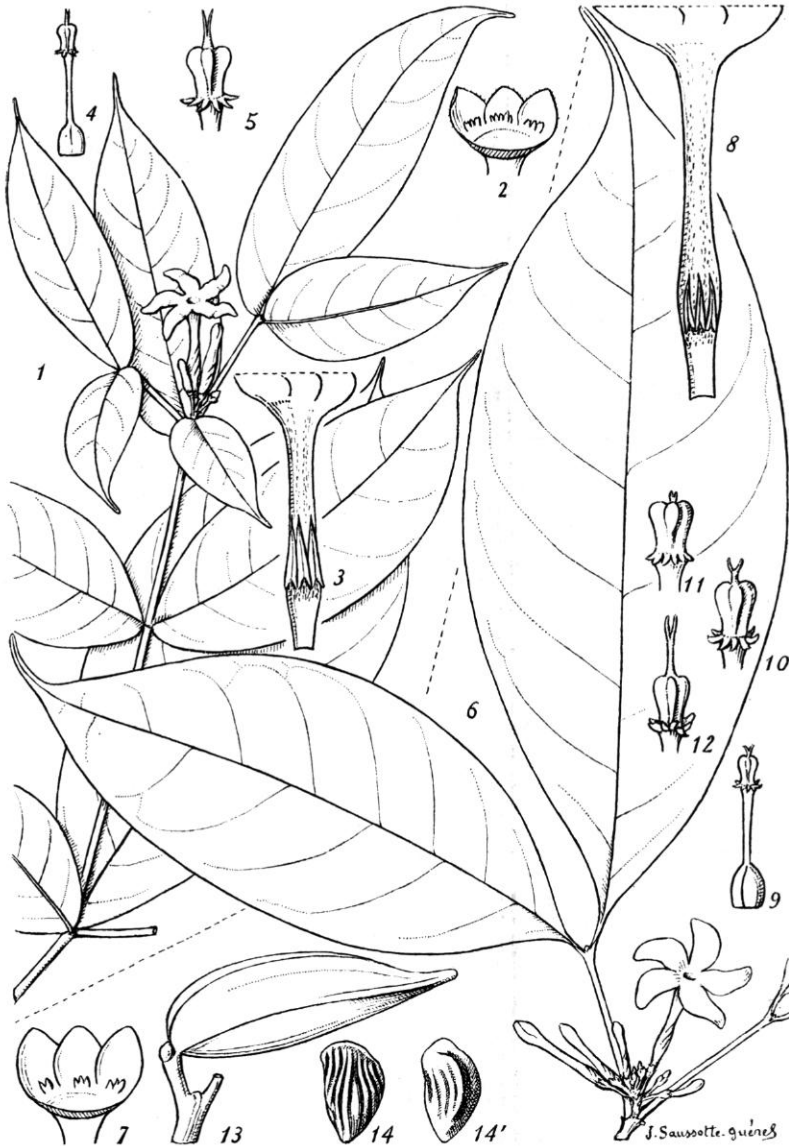
Effectivement, avec les seuls critères de la morphologie externe observables en herbier, sur un matériel dont la pauvreté interdisait souvent la connaissance simultanée des fleurs et des fruits, ont été rangées dans le genre *Tabernæmontana* des espèces appartenant à chacun des quelque trente genres que compte en fait la sous-famille des *Tabernæmontanoideæ*. Mais il y a plus : on a même souvent baptisé *Tabernæmontana* des espèces appartenant aux trois autres sous-familles : *Plumerioideæ*, *Echitoideæ* et *Cerberoideæ*, et ceci dans les tribus les plus diverses. Le tableau 1 en donne un aperçu. Il a paru utile de le publier afin de montrer combien erronées avaient pu être, dans le passé, les attributions à ce genre, non de la faute

1. Il s'agit des deux autres sous-familles : *Plumerioideæ* et *Echitoideæ*.

TABLEAU I

ESPÈCES ATTRIBUÉES ANTÉRIEUREMENT AU GENRE <i>Tabernæmontana</i> PUIS EXCLUES DE LA SOUS-FAM. DES <i>Tabernæmontanoideæ</i>	NOMS ACTUELLEMENT RETENUS	POSITION SYSTÉMATIQUE
1 ^o Sous-famille des PLUMERIOIDEÆ		
<i>T. fasciculata</i> Poirét, Encycl. 7 : 531 (1807)	<i>Parahancornia fasciculata</i> (Poirét) Pichon (1948)	Carisseæ-Couminæ
<i>T. orientalis</i> G. Don, Gen. Syst. 4 : 92 (1837)	<i>Melodinus orientalis</i> Blume (1826)	Carisseæ-Melodininæ
<i>T. squamosa</i> Sm. ex Spreng., Syst. Veg., ed. 16, 1 : 639 (1825)	<i>Landolphia gummifera</i> (Lam.) Poirét (1807)	Carisseæ-Landolphiinæ
<i>T. nitida</i> Stapf, Kew Bull. : 22 (1895)	<i>Picalima nitida</i> (Stapf) Du- rand (1910)	Carisseæ-Pleiocarpinæ
<i>T. laxa</i> Benth. in Hooker's Journ. Bot. 3 : 244 (1841)	<i>Molongum laxum</i> (Benth.) Pichon (1948)	Ambelanieæ
<i>T. volkensii</i> K. Schum. in Engler, Pflanzenw. Afr. C : 316 (1895)	<i>Rauvolfia volkensii</i> (K.Sch.) Stapf (1902)	Rauvolfieæ
<i>T. kamassi</i> Eckl., S.-Afr. Quart. Journ. 1 : 371 (1830)	<i>Gonioma kamassi</i> (Eckl.) E. Meyer (1837)	Alstonieæ-Plectaneiinæ
<i>T. elliptica</i> Thunb., Fl. Ja- pon. : 111 (1784)	<i>Amsonia elliptica</i> (Thunb.) Roem. & Schult. (1817)	Alstonieæ-Catharanthinæ
2 ^o Sous-famille des ECHITOIDEÆ		
<i>T. elastica</i> Spreng., Syst. 1 : 639 (1825)	<i>Urceola elastica</i> Roxb. (1798)	Ecdysanthereæ-Urceolinæ
<i>T. polyantha</i> Miq., Fl. Ind. Bat. 2 : 394(1829)	<i>Urceola elastica</i> Roxb. (1798)	id.
<i>T. polyantha</i> Bl., Bijdr. 1029 (1825)	<i>Micrechites polyantha</i> Miq. (1829)	Parsonsieæ
<i>T. flavescens</i> Willd. ex Roem. & Schult., Syst. 4 : 798 (1827)	<i>Malouetia flavescens</i> Muell. Arg. (1868)	Nerieæ
3 ^o Sous-famille des CERBEROIDEÆ		
<i>T. obtusifolia</i> Poirét, Encycl. 5 : 275 (1817)	<i>Cerbera venenifera</i> Steudel (1840)	Thevetieæ-Cerberiinæ

des systématiciens, mais en raison d'un matériel et de méthodes insuffisantes. L'exclusion du genre *Tabernæmontana* et le rattachement à leurs véritables taxons de tant d'espèces (et nous n'avons donné qu'un très petit nombre des exemples qu'on peut relever) nous semblent caractériser l'une des voies du progrès en systématique. Encore n'avons nous pas tenu compte des



Pl. 4. — *Protogabunia letestui* (Pellegrin) Boiteau : 1, rameau fleuri $\times 2/3$; 2, calice, 2 sépales enlevés $\times 4$; 3, fragment de corolle $\times 2$; 4, gynécée $\times 4$; 5, clavuncule $\times 8$ (*Le Testu* 2349). — *Protogabunia latifolia* Boiteau : 6, rameau fleuri $\times 2/3$; 7, calice $\times 4$; 8, fragment de corolle $\times 2$; 9, gynécée $\times 4$; 10, 11, 12, clavuncule $\times 8$; 13, fruit $\times 2/3$; 14, graine, face dorsale $\times 1,5$; 14', graine, face ventrale $\times 1,5$. (6, 7, 8, 9, 10, *Villiers & N. Hallé* 5146; 11, *Hallé* 13551; 12, *Davis* 28; 13, 14, 14', d'après dessin sur le vif de N. HAL-
LÉ joint à *Hallé* 728.)

espèces attribuées par certains auteurs au genre *Tabernæmontana* alors qu'il ne s'agissait même pas d'Apocynacées (1).

Les résultats auxquels on peut arriver sur la base de la seule comparaison des caractères morphologiques observables sur herbier sont illustrés par les faits suivants : dans sa très scrupuleuse monographie du genre *Tabernæmontana sensu lato*, PICHON (8) est amené à inclure un sous-genre *Pupula* endémique de Madagascar (en réalité une section du genre *Pandaca*) entre les sous-genres *Peschiera* et *Bonafousia*, tous deux américains. Par contre, dans un autre travail, PICHON (9) exclut des *Tabernæmontana sensu lato*, le genre *Stemmadenia* Benthams, à propos duquel il écrit cependant : « Ce genre ne diffère des *Tabernæmontana* que par les anthères à queues relativement courtes et la présence de crêtes ou de coussinets post-staminaux poilus. »

Les *Stemmadenia* se trouvaient ainsi placés fort loin des *Tabernæmontana* au sens strict dont ils sont pourtant extrêmement proches. De tels rapprochements de taxons appartenant manifestement à des phylums différents, ou au contraire la dispersion dans divers groupes de genres dont les liens phylogéniques sont peu discutables, nous semblent devoir être évités dans toute la mesure du possible.

C'est pourquoi maintenant que nous avons, non seulement des herbiers plus riches, mais la possibilité de recourir à l'étude anatomique de matériel frais et fixé, à la palynologie, à la chimio-taxonomie, le genre *Tabernæmontana* nous semble devoir être conservé uniquement dans son sens strict, c'est-à-dire qu'il doit regrouper les seules espèces américaines répondant réellement à sa diagnose.

Nous pouvons d'ailleurs témoigner que, dans la dernière période de son activité, PICHON s'était rallié à cette opinion et avait commencé à ranger, par exemple, sous le label du genre *Pandaca* les espèces malgaches qu'il avait précédemment décrites comme des *Tabernæmontana*. On sait que, malheureusement, une mort prématurée et très brutale l'empêcha de mener ce projet à son terme.

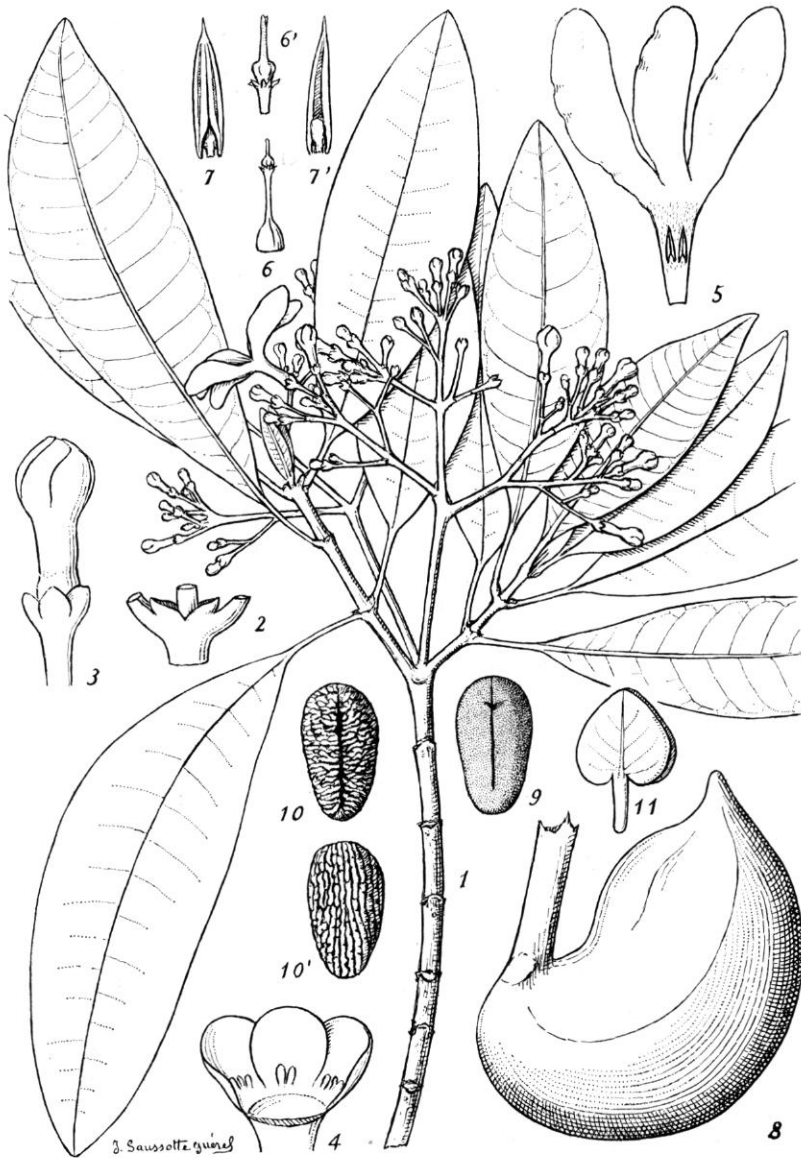
Nous sommes donc amenés à proposer, à la place du genre *Conopharyngia* au sens de STAPF (10), la reconnaissance de quatre genres nouveaux décrits ci-dessous.

SARCOPHARYNGIA (Stapf) Boiteau, *stat. nov.*

— *Conopharyngia* sect. *Sarcopharyngia* STAPF, in THISELTON-DYER, Fl. Trop. Afr. 4 (1) : 140 (1902).

— *Tabernæmontana* subgen. *Sarcopharyngia* (STAPF) PICHON, Notul. Syst. 13 (3) : 250 (1948), excl. sect. *Camerunia*.

Arbres ou arbustes dressés. Stipules intrapétiolaires bien développées. Cymes pédonculées dressées. Sépales soudés à la base, parfois ciliés aux bords, pourvus d'écailles glanduleuses. Corolle à tube charnu, coriace, tordu vers la droite à la base. Étamines insérées en-dessous de la moitié du tube; anthères complètement incluses, dressées, longues de 5,5-25 mm,



Pl. 5. — *Leptopharyngia elegans* (Stapf) Boiteau : 1, rameau fleuri $\times 2/3$; 2, stipules intra-pétiolaires $\times 4$; 3, bouton $\times 2$; 4, calice, 2 sépales enlevés $\times 6$; 5, fragment de corolle $\times 2$; 6, gynécée $\times 4$; 6', clavonucle $\times 8$; 7, 7', anthère de face et de trois quarts $\times 8$; 8, fruit $\times 2/3$; 9, graine avec testa $\times 1,5$; 10, 10', graine sans testa, faces ventrale et dorsale $\times 1,5$; 11, embryon $\times 2$ (1, 2, 3, 5, 6, 6', 7, 7', Monteiro 55; 4, Le Testu 540; 8, dessin joint à Surcouf s.n.; 9, 10, 10', 11, Le Testu 540).

conniventes au sommet. Carpelles intrusifs dans le réceptacle. Clavoncule haute de 1,4-5 mm, à peine renflée au sommet. Stigmate très petit.

STAPF (10) n'ayant pas choisi de type pour sa section *Sarcopharyngia* à laquelle il attribue 17 espèces, nous devons choisir une espèce comme lectotype :

ESPÈCE-LECTOTYPE :

Sarcopharyngia contorta (Stapf) Boiteau, *comb. nov.* — Pl. 7.

— *Tabernæmontana contorta* STAPF, Kew Bull. : 23 (1894);

— *Conopharyngia contorta* (STAPF) STAPF, in THISELTON-DYER, Fl. Tr. Afr. 4 (1) : 142 (1904).

Le genre compte 15 espèces et un certain nombre de variétés et fera l'objet d'une prochaine révision. Il est très homogène et, contrairement à ce que pensait PICHON (8), ne peut être scindé en deux sections. Cet auteur distinguait, en effet, une section *Bolbocephalus*, caractérisée par un bouton floral à tête globuleuse, bulbiforme ou ogivale, et une section *Sphenanthus* dont le bouton aurait au contraire une tête conique très surbaissée. Ces deux formes existent bien effectivement, mais chez certaines espèces on passe de la forme *Sphenanthus* à la forme *Bolbocephalus* au cours du développement d'une même fleur. C'est ainsi que PICHON a classé, dans sa section *Bolbocephalus*, *Tabernæmontana crassa* Benth., et dans sa section *Sphenanthus*, *T. durissima* Stapf, alors que, comme le note justement HUBER (4), ces deux espèces sont synonymes.

CAMERUNIA (Pichon) Boiteau, *stat. nov.*

— *Tabernæmontana* sect. *Camerunia* PICHON, Notul. Syst. 13 (3) : 252 (1948).

Arbres dressés. Pétioles courts ou nuls. Cymes sessiles, pendantes. Lobes de la corolle infléchis dans le bouton, descendant très légèrement (1,5-2,2 mm) en-dessous de la gorge. Sépales soudés à la base, ciliés aux bords, munis d'écailles glanduleuses. Tube de la corolle subcoriace, long de 6-8,5 mm, droit à la base, portant les étamines en-dessous de sa mi-hauteur; lobes égalant le tube, glabres sauf à l'intérieur près de leur base, à bords recouvrants parfois ciliés. Anthères incluses, dressées, longues de 3-4,3 mm, conniventes au sommet, adnées dorsalement sur 1,6 mm. Clavoncule haute de 1,3-1,4 mm (non comprise la partie inférieure renflée), non renflée au sommet. Stigmate beaucoup plus court que la clavoncule,, ne dépassant pas 0,3 mm de longueur.

ESPÈCE-TYPE :

Camerunia penduliflora (K. Schumann) Boiteau, *comb. nov.* — Pl. 6.

— *Tabernæmontana penduliflora* K. SCHUM, Bot. Jahrb. 23 : 225 (1897).

— *Conopharyngia* (?) *penduliflora* (K. SCHUM.) STAPF, in THIS.-DYER, Fl. Trop. Afr. 4 (1) : 149 (1902).



Pl. 6. — *Camerunia penduliflora* (K. Schumann) Boiteau : 1, rameau fleuri $\times 2/3$; 2, stipules $\times 2$; 3, bouton $\times 2$; 4, calice, 2 sépales enlevés $\times 3$; 5, fragment de corolle $\times 1,5$; 6, gynécée $\times 4$; 7, clavuncle $\times 8$; 8, 8', anthère de face et de trois quarts $\times 6$; 9, jeune fruit $\times 2/3$; 10, fruit $\times 2/3$; 11, coupe d'un fruit $\times 2/3$; 12, graine $\times 1,5$; 13, 13', graines sans testa, faces ventrale et dorsale $\times 1,5$; 14, embryon $\times 2$. (1, 2, 3, 7, 8, 8', de Wilde 2197; 4, 5, 6, de Wilde 2967; 9, Letouzey 12108; 10, Louis 14946; 11, Bequaert 2124; 12, 13, 13', 14, Louis 16035).

Notre diagnose ne fait que reprendre en grande partie la description de PICHON (8). Mais le genre ne peut plus être considéré comme monospécifique. Il fera l'objet d'une étude ultérieure.

LEPTOPHARYNGIA (Stapf) Boiteau, *stat. nov.*

- *Conopharyngia* sect. *Leptopharyngia* STAPF, in THIS.-DYER, *l.c.* : 141 (1902);
- *Tabernæmontana* subgen. *Leptopharyngia* (STAPF) PICHON, Notul. Syst. **13** (3) : 249 (1948).

Arbustes dressés. Stipules intrapétiolaires bien développées. Cymes pédonculées dressées. Sépales soudés jusqu'à mi-longueur, glabres aux bords, pourvus d'écailles glanduleuses. Tube de la corolle subcoriace, long de 5-6 mm, droit à sa base, portant les étamines en-dessous de sa mi-hauteur; lobes presque égaux au tube, glabres, non ciliés. Anthères complètement incluses, dressées, longues de 5,5 mm, conniventes au sommet. Clavuncule haute de 1,25 mm (non comprise la partie inférieure renflée), à 5 côtes proéminentes. Stigmate long de 1,5 mm. Fruit globuleux, non ailé, vert à maturité.

ESPÈCE-TYPE :

Leptopharyngia elegans (Stapf) Boiteau, *comb. nov.* — Pl. 5.

- *Tabernæmontana elegans* STAPF, Kew Bull. : 24 (1894);
- *Conopharyngia elegans* (STAPF) STAPF, in THIS.-DYER, Fl. Trop. Afr. **4** (1) : 149 (1902); HARVEY & SONDER, Fl. Cap. **4** (1) : 506 (1907).
- *Tabernæmontana laurifolia* KLOTZSCH, in PETERS, Reise Mossamb. : 200 (1864); [*non Tabernæmontana laurifolia* A.DC.]

Espèce du sud-est africain : Tanzanie, Mozambique et Natal. Le genre doit être considéré comme monospécifique dans l'état actuel de nos connaissances.

PROTOGABUNIA Boiteau, *gen. nov.*

Frutices erecti. Stipulae minutae intrapetiolares. Cymae subsessiles erectae. Sepala basi breviter connata, marginibus ciliata, squamulis glandulosis praedita. Corollae tubus membranaceus, 15-18 mm longus, parte infima rectus, infra medium staminifer; lobi tubo breviores. Antherae totae inclusae, erectae, apice conniventes, 5,5 mm longae. Clavuncula 1,25 mm alta, absque parte infima dilatata, prominule 5-costulata. Stigmata in floribus longistylis clavuncula subaequalia, 1,25-1,50 mm longa, basi connata, in floribus brevistylis, clavuncula breviora, 0,2 mm longa. Fructus compressus, alatus auranticolor.

ESPÈCE-TYPE :

Protopabunia letestui (Pellegrin) Boiteau, *comb. nov.* — Pl. 4.

- *Gabunia letestui* PELLEGRIN, Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. **31** : 467 (1925);
- *Tabernæmontana letestui* (PELL.) PICHON, Notul. Syst. **13** (3) : 250 (1948).



Pl. 7. — *Sarcopharyngia contorta* (Stapf) Boiteau : 1, feuille $\times 2/3$; 2, inflorescence $\times 2/3$; 3, stipules $\times 1.5$; 4, calice, deux sépales enlevés $\times 1.5$; 5, fragment de la corolle $\times 1$; 6, gynécée $\times 2$; 7, 7', anthère de face et de trois quarts $\times 2$ (De Wilde 1923).

Espèce endémique du Gabon. C'est à tort, à notre avis, que PICHON a inclus cette espèce dans son sous-genre *Leptopharyngia*. Il nous semble indispensable, au contraire, d'en faire le type d'un genre nouveau qui se distingue des *Leptopharyngia* notamment par ses stipules moins développées, par son tube de corolle plus long et plus tendre, par l'existence de fleurs brévi- et longistylées (caractère déjà signalé par STAPF chez les *Ervatamia* et que nous avons retrouvé chez certains *Hazunta* malgaches), par ses fruits comprimés dorsiventralement et ailés, de couleur orangée à maturité; ainsi que par sa distribution géographique limitée à l'Afrique occidentale équatoriale.

Des *Gabunia*, avec lesquels ils nous semblent avoir les affinités les plus étroites, les *Protogabunia* se distinguent par leur port érigé, leurs fleurs plus petites et la longueur des stigmates, plus développés même dans les fleurs brévistylées. Ces caractères qui nous paraissent moins évolués que ceux des *Gabunia* justifient à nos yeux l'appellation de *Protogabunia*.

Une seconde espèce doit être attribuée à ce genre :

Protogabunia latifolia Boiteau, *sp. nov.* Pl. 4, 6-14.

A P. letestui foliis majoribus, 18 × 6 cm, petiolatis (petiolo 4-5 mm longo), sepalis majoribus, 2-2,5 mm longis, haud ciliatis, floribus majoribus. alabastro elongatiore differt.

TYPE : N. Hallé 13551, Gabon (holo-, P).

Les quatre genres que nous venons de proposer se distinguent par les caractères que résume la clé suivante :

1. Méricarpe comprimé dorso-ventralement, orangé à maturité. Présence de fleurs brévi- et longistylées; stigmates longs ou courts, soudés à la base *Protogabunia*
- 1'. Méricarpe globuleux, vert à maturité. Styles et stigmates identiques sur toutes les fleurs.
 2. Stigmates plus longs que la clavoncule proprement dite. Corolle peu coriace. Style non tordu-spiralé à la base. Anthères petites (2,2 mm), à caudicules de 0,5 mm. *Leptopharyngia*
 - 2'. Stigmates beaucoup plus courts que la clavoncule. Corolle coriace, tordue dans sa partie inférieure. Style tordu-spiralé à la base. Anthères grandes (5 à 25 mm), à caudicules de plus de 1 mm.
 3. Inflorescences sessiles à fleurs pendantes. Lobes de la corolle plus longs que le tube. Embryon à cotylédons étroits; radicule 2 fois plus longue que les cotylédons. *Camerunia*
 - 3'. Inflorescences pédonculées; pédoncule fort, érigé. Lobes de la corolle plus courts que le tube. Embryon à cotylédons larges; radicule égale aux cotylédons. *Sarcopharyngia*

AUTRES GENRES AFRICAINS CLASSÉS PAR DIVERS AUTEURS
PARMI LES « *TABERNÆMONTANA* » OU LES « *CONOPHARYNGIA* »
AU SENS DE STAPF

GABUNIA K. Schumann

in ENGLER Bot. Jahrb. 23 : 224 (1896); STAPF, in THISELTON-DYER, Fl. Trop. Afr. 4 (1) : 136 (1902).

PICHON (8) et HUBER (4) ont inclus les *Gabunia* dans leur genre *Tabernæmontana sensu lato*. Ce genre, parfaitement individualisé, se distingue des *Protogabunia* par son port lianoïde, ses fleurs plus grandes, ses stigmates beaucoup plus réduits. Des *Sarcopharyngia*, il se distingue aussi par : le port lianoïde, les stipules intrapétiolaires moins développées, la glabrescence du tube corollin au-dessous des étamines; la clavoncule courte, haute de 1-1,9 mm, dilatation basale exclue, non dilatée au sommet; les fruits toujours plus ou moins comprimés dorsi-ventralement, non globuleux, pourvus de côtes ou d'ailes plus ou moins développées; le péricarpe plus mince, lisse, d'un beau rouge orangé à maturité.

Ce genre fera l'objet d'une prochaine révision.

EPHIPPIOCARPA Markgraf

Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin 8 : 309 (1923).

Genre caractérisé, comme nous l'avons dit plus haut, par ses carpelles soudés à leur base et ses fruits hémisyncarpes. Proche des *Leptopharyngia* par sa clavoncule, ses stigmates plus longs que la clavoncule proprement dite, son port arbustif, il s'en distingue par son fruit hémisynkarpe et ses carpelles soudés à leur base. Il ne peut être confondu avec les *Callichilia* qui ont, non seulement des fleurs plus grandes, mais encore des anthères mucronées à l'apex, des fruits apocarpes et enfin un pollen en tétrades.

Outre l'espèce prise par MARKGRAF pour type de son genre, nous lui rattachons le *Conopharyngia humilis* Chiovenda.

ESPÈCE-TYPE :

Ephippiocarpa orientalis (S. Moore) Markgraf

Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin 8 : 309 (1923)

— *Callichilia orientalis* S. MOORE, Journ. Linn. Soc. 40 : 139 (1912).

Espèce d'Afrique du Sud (Gazaland). Ses affinités nous paraissent surtout proches de *Leptopharyngia elegans* (Stapf) Boiteau.

Ephippiocarpa humilis (Chiovenda) Boiteau, *comb. nov.*

— *Conopharyngia humilis* CHIOVENDA, Atti Soc. Natur. Matem. Modena **66** : 12 (1935).

De Somalie, entre Mogadiscio et Balad. Le matériel concernant cette espèce (conservé au Muséum de Florence) n'a pu être examiné jusqu'ici, mais la description d'Emilio CHIOVENDA : « *baccæ geminatæ ovoideæ base inter se coalitæ* », ne peut laisser de doute sur l'appartenance à ce genre.

Son étrange répartition géographique, d'une part tout au nord pour la dernière espèce, et tout au sud au contraire pour l'espèce-type, de l'Afrique orientale, lui confère, comme nous l'avons déjà dit, un caractère de relique.

DOMKEOCARPA Markgraf

Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin **15** : 421 (1941).

Ce genre énigmatique dont tout le matériel, comme nous l'avons dit, a été détruit en 1943, ne semble pas avoir été retrouvé depuis lors. F. MARKGRAF a bien voulu examiner le matériel de l'herbier de Paris que nous avions trié comme susceptible d'être rapporté à ce genre. Il s'est avéré qu'aucune récolte effectuée depuis 1941 ne lui était attribuable.

La seule espèce de ce genre : *Domkeocarpa pendula* Markgraf, est un petit arbre (« *arbor parvor, squarrosa, lactescens* »), d'après la diagnose de MARKGRAF; ou une liane d'après les souvenirs, lointains il est vrai, du collecteur Walter DOMKE qui écrivait à la date du 17 mai 1973 : « Sie erinnern mich an wunderbare Tage im Kamerungebirge, wo ich in ca. 1 500 m m.s.m. diese schöne Liane mit ihren grossen weissen Blüten und etwa apfelgrossen, innen orangenroten Früchten an einem kleineren Baum klettern sah. »

Le port restant douteux, le genre *Domkeocarpa* nous semble se rapprocher plutôt des *Tabernanthe* qui ont comme lui un fruit syncarpe et des carpelles soudés. Il en diffère par sa fleur nettement plus grande, à lobes beaucoup plus longs que le tube (l'inverse est vrai chez les *Tabernanthe*) et surtout longs et étroits : 15 × 6 mm et ciliolés sur les bords.

Des *Gabunia*, il se rapproche par sa clavoncule, mais se distingue par le fruit syncarpe, à péricarpe vert jaunâtre à maturité, sans côtes ni ailes.

Des *Sarcopharyngia*, enfin, il diffère nettement par l'ovaire à carpelles soudés, 5-angulé, le style qui s'évase en cône au sommet sous la collerette basale de la clavoncule, la clavoncule sans dilatation apicale, 5-lobée sur la coupe et non pentagonale; les stigmates atteignant 2 mm de hauteur; et aussi par le fruit syncarpe, à péricarpe moins épais et une « pulpe » de couleur orangée qui se distinguerait de l'arille d'un rouge plus sombre.

Il serait particulièrement précieux de retrouver des matériaux de ce genre dont l'étude pourrait avoir une importance particulière pour éclairer la phylogenèse des *Tabernæmontanæ* africaines. On sait que le Mont Cameroun, dont ce genre paraît endémique, était situé dans l'ex-Cameroun

britannique; il est donc encore possible qu'il soit représenté à Kew dans les collections que nous n'avons pas encore examinées.

REMERCIEMENTS : Nous remercions : le Pr F. MARKGRAF et le Dr W. DOMKE pour les renseignements personnels qu'ils ont bien voulu nous donner sur le genre *Domkeo-carpa*; Vera MARKGRAF pour l'étude des pollens des *Tabernaemontaneæ* en microscopie optique; les directeurs du Jardin Botanique National de Belgique et des Royal Botanic Gardens de Kew pour le prêt de matériel; H. P. HUSSON, Maître de Recherches au C.N.R.S., qui a bien voulu nous aider pour l'élaboration du tableau retraçant la biosynthèse des alcaloïdes des *Tabernaemontaneæ* africaines.

BIBLIOGRAPHIE

1. BOITEAU, P. — *Adansonia*, ser. 2, **13** (2) : 249-250 (1973).
2. BOITEAU, P. & SASTRE, C. — *Adansonia*, ser. 2, **15** (2) : 239-250 (1975).
3. GABETTA, B., MARTINELLI E. M. & MUSTICH G. — *Fitoterapia* **46** (5) : 195-198 (1975).
4. HUBER, H. — in HUTCHINSON & DALZIEL, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, **2** : 65 (1963).
5. JANOT, M.-M., LE MEN, J. & GARNIER, J. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* **114**, Mém. : 117-124 (1967).
6. MARKGRAF, F. — *Adansonia*, ser. 2, **10** (1) : 29-35 (1970).
7. — in HUMBERT, Flore de Madagascar et des Comores, 149^e famille : Apocynacées (sous presse).
8. PICHON, M. — *Notul. Syst. Paris* **13** (3) : 230-253 (1948).
9. — *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, ser. nov. **27** (6) : 228-231 (paru 1949).
10. STAPP, O. — in THISELTON-DYER, Fl. Trop. Afr. **4** (1) : 139-150 (1902).
11. — *op. cit.* **6** (1) : 25 (1904).

Laboratoire de Phanérogamie
Laboratoire associé du CNRS, n° 218,
Muséum - PARIS.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHO-ANATOMIQUE, BIOMÉTRIQUE ET BIOCHIMIQUE DES CARYOPSES DE GRAMINÉES DU GENRE *STIPAGROSTIS* NEES - I

par P. BOURREIL, C. GHIGLIONE & M. THINON

RÉSUMÉ : Certaines caractéristiques des caryopses, morphologiques et anatomiques, pondérales et dimensionnelles, exprimées statistiquement, sont indiquées à partir de quelques exemplaires de *Stipagrostis plumosa* en provenance de Tamanrasset (Hoggar). La composition en acides aminés des protéines totales des caryopses est déterminée et un parallèle est établi avec *S. uniplumis*, ainsi que certaines espèces de la section typique du genre *Aristida*.

ABSTRACT: Some morphological and anatomical characteristics are given along with weight and size, as statistically evaluated, of some shoots of *Stipagrostis plumosa* from Tamanrasset (Hoggar). The amino-acid composition of the total proteins of the caryopsis of this species has been determined and comparison is made with that of *S. uniplumis* and with that of the typical section of the genus *Aristida*.

*
* *

Ayant montré, récemment, à propos de recherches sur la spéciation l'intérêt de l'étude des caryopses de quelques espèces du genre *Aristida* (13, 19 & 20), nous envisageons, ici, le même thème dans le cadre du genre *Stipagrostis*.

ORIGINE DU MATÉRIEL.

Environs de l'aéroport de Tamanrasset (Hoggar) : M. Thinon s.n., 24.10.1975.

IDENTIFICATION.

En nous référant, tout au moins provisoirement, à la révision du complexe *Stipagrostis plumosa* (37 & 38), les échantillons récoltés correspondent à l'entité *Stipagrostis plumosa* (L.) Munro ex T. Anders subsp. *seminuda* (Trin. & Rupr.) H. Scholtz.

TECHNIQUE D'ÉTUDE DES CARYOPSES.

1. *Détermination des longueurs.* Les longueurs sont évaluées en mm. L'erreur absolue affectant chaque mesure est de l'ordre de $\pm 20 \mu$.

2. *Détermination des poids.* Les poids sont évalués en mg. La précision de chaque pesée implique une erreur absolue de $\pm 0,01$ mg.

3. *Traitement des embryons.* Les caryopses sont sectionnés au-dessus de l'extrémité apicale de l'embryon, trempés durant une demi-journée dans de l'eau distillée maintenue à 30 °C, puis fixés (8). Le rinçage, la déshydratation, l'inclusion à la paraffine et le déparaffinage sur lames (9) permettent de colorer les coupes longitudinales et transversales à l'hématoxyline régressive (7).

4. *Dosage des acides aminés totaux.* Consulter à ce sujet la référence 20.

5. *Dosage de l'amidon.* L'amidon est dosé après hydrolyse en milieu sulfurique et le pouvoir réducteur est déterminé par la méthode d'HAGEDORN-JANSEN (cf. 28).

RÉSULTATS

I. CARACTÉRISTIQUES EXTERNES DES CARYOPSES.

Caryopses de couleur fauve à brun clair, fusiformes, légèrement bombés, parfois à vestige stylaire. *Face adaxiale* pourvue dans le plan sagittal d'une légère impression linéaire du raphé (fig. 1a). *Face abaxiale* à embryon développé, occupant un peu plus de la moitié de la longueur du caryopse (fig. 1c). *Faces latérales* à extrémités différemment anguleuses, l'apicale subaiguë, émoussée, la basale plus acuminée dans la zone où le tégument du caryopse ensache la coléorhize ou radicule embryonnaire (fig. 1b). *Coupe transversale* subcirculaire au niveau le plus large (fig. 1d).

II. CARACTÉRISTIQUES ANATOMIQUES DES EMBRYONS.

En se référant à la classification de VAN TIEGHEM (41), l'embryon (fig. 2a & 2b) est plagiodesme : entrenœud allongé; axe vasculaire procambial principal dont les extrémités avoisinent la radicule séminale et la gemmule; cordon vasculaire procambial du scutellum rudimentaire (voir aussi 18).

Si l'on complète cette donnée par celles de REEDER (34) généralement admises (1, 23 & 31) et basées sur la présence ou l'absence d'épiblaste (+ ou —) et sur 3 critères dont les modalités de référence sont du type

festucoïde (F) ou panicoïde (P), la formule anatomique de l'embryon est conforme à celle du tableau 1.

TABLEAU 1. FORMULE EMBRYONNAIRE DU *Stipagrostis plumosa*

OBSERVATION EN COUPE LONGITUDINALE				OBSERVATION EN COUPE TRANSVERSALE (1 ^{re} feuille embryonnaire)
Critères	Entrecœud et course du système vasculaire procambial (1)	Épiblaste (2)	Talon (3)	Comparaison des marges Nombre de faisceaux vasculaires procambiaux (4)
Modalité	P	—	P	F

Cette formule embryonnaire caractéristique du type arundinoïde-danthonioïde (1, 34) a déjà été attribuée à diverses espèces de la tribu *Aristideæ* (12, 17, 34 & 35). Nous pouvons préciser, en outre, que la formule d'alternance de la vascularisation procambiale du limbe de la première feuille de l'embryon est du mode $\bar{a}-C-\bar{A}-C-\bar{a}$ (3 & 5).

III. CARACTÉRISTIQUES BIOMÉTRIQUES DES CARYOPSES ET DE LEURS EMBRYON.

Dans le cadre de l'étude statistique, on considère ¹ la moyenne arithmétique (\bar{X}), l'écart-type (σ), l'erreur standard (Sm) de la moyenne et le coefficient de variation (21 & 24). Pour le calcul de la variance, au lieu de n , nombre de mesures effectuées, il est tenu compte de $n-1$, nombre de degrés de liberté (26 & 36).

Les mesures concernent 4 critères : le poids des caryopses et leur longueur, le segment a (distance séparant les extrémités apicale du scutellum et basale du caryopse, fig. 1b) ², le segment b (distance séparant les extrémités apicale de la piléole et basale du caryopse, fig. 1b). Les résultats figurent au tableau 2 et à la planche 1.

1. Afin de réduire les calculs de la moyenne et de la variance, on utilise une moyenne provisoire (24) ou origine provisoire (36).

2. Dans le tableau 9 (13), le segment a est celui que nous avons improprement appelé L. scutellum. De même, le segment b correspond à celui que nous avons désigné L. axe embryonnaire.

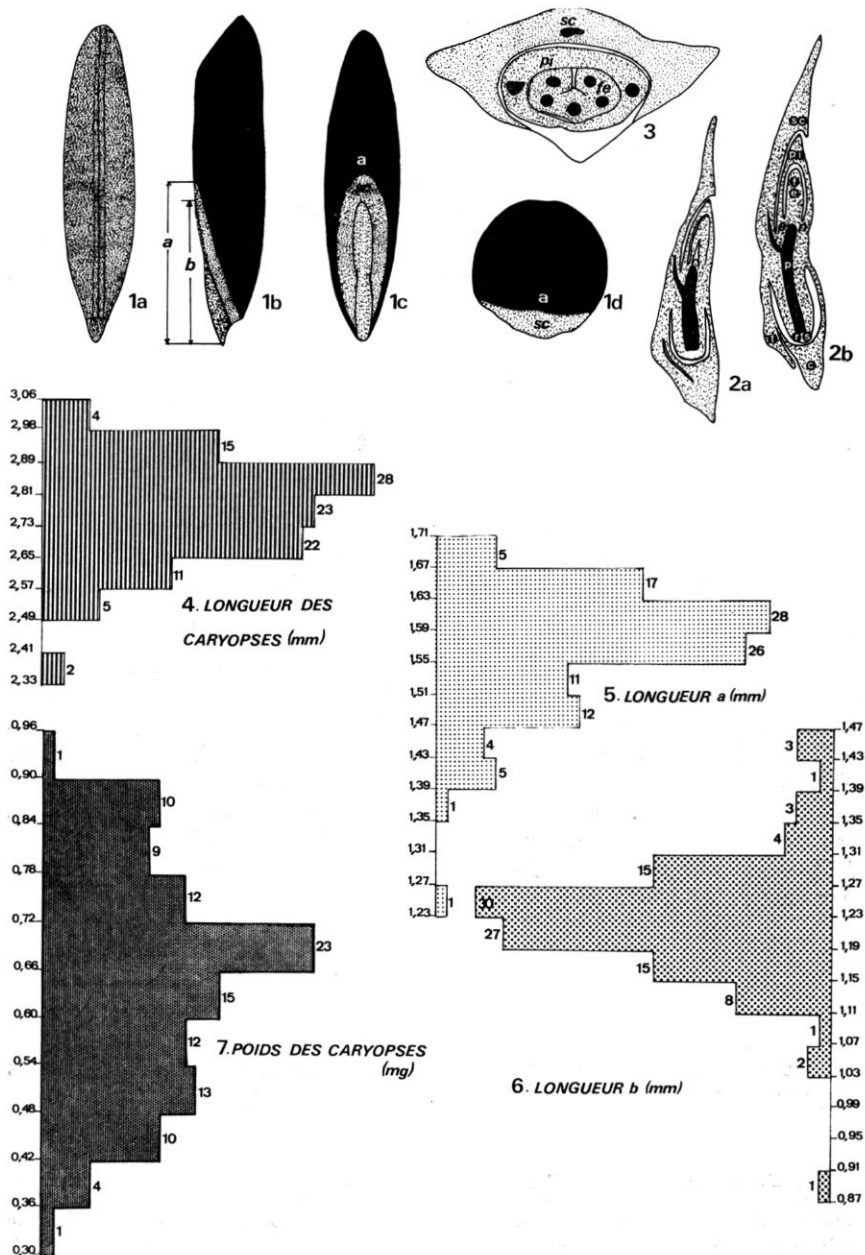
TABLEAU 2. BIOMÉTRIE DES CARYOPSES DE *Stipagrostis plumosa*

	CRITÈRES D'ÉTUDES			
	Poids (mg)	Longueur totale (mm)	Longueur a (mm)	Longueur b (mm)
Intervalle de varia- tion	0,33-0,91	2,35-3,02	1,25-1,69	0,90-1,45
Intervalle de classe. .	0,06	0,08	0,04	0,04
\bar{X}	0,65	2,77	1,57	1,23
σ	0,1374	0,1293	0,0771	0,0676
$\bar{X} \pm \sigma$	0,51-0,79	2,64-2,90	1,49-1,65	1,16-1,30
Sm	0,0132	0,0124	0,0074	0,0065
$\bar{X} \pm 2,6 \text{ Sm}$	0,62-0,68	2,74-2,80	1,55-1,59	1,21-1,25
Coefficient de varia- tion.	21,1 %	4,7 %	4,9 %	5,5 %

REMARQUES : Pour chaque critère, l'échantillonnage est tel que : $n = 110$; \bar{X} L. car. \bar{X} L. a = 1,76; \bar{X} L. car. \bar{X} L. b = 2,25; \bar{X} L. a / \bar{X} L. b = 1,28. Les diamètres orthogonaux d'une coupe transversale effectuée au niveau le plus large du caryopse mesurent 0,65 mm (d. vertical) et 0,63 mm (d. horizontal) pour une erreur de $\pm 8 \mu$.

Les seules données antérieures aux nôtres sur les mesures des caryopses de ce *Stipagrostis* sont celles de la flore de MAIRE (27). Elles n'ont aucune ampleur statistique et les valeurs indiquées pour la longueur totale (3 mm), le segment a (1,25 mm), correspondent à l'une des bornes des intervalles de variations respectifs, mentionnées au tableau 2.

La valeur du rapport \bar{X} L. car. / \bar{X} L. a confirme le fait que chez certaines tribus de Graminées, l'embryon occupe une bonne partie de la longueur du grain (23).



Pl. 1. — *Stipagrostis plumosa* subsp. *seminuda* : Configuration du caryopse : 1a, face adaxiale; 1b, face latérale; 1c, face abaxiale; 1d, vue en coupe transversale au niveau le plus large. — Anatomie de l'embryon : 2a & 2b, vues en coupes sagittales; 3, coupe transversale au niveau de la piléole. — Histogrammes de fréquence : 4 à 7 (sont indiquées les limites des intervalles de classe et la fréquence des mesures qui s'y rapportent). — ABRÉVIATIONS : a, albumen; c, coléorhize; e.n., entrenœud; f.e., 1^{re} feuille embryonnaire; p, procambium de la vascularisation; pi, piléole; r.s., racine séminale; sc., scutellum; t. talon. Illustration : P. BOURREIL & N. COSTE.

IV. TENEUR EN AMINO-ACIDES ET AMIDON.

Quoique les résultats du tableau 3 ne proviennent pas de caryopses récoltés en milieu homogène, ils sont assez suggestifs si l'on prend en considération l'aire climatique et la structure anatomique¹ des deux espèces mises en parallèle. Il s'ensuit que *S. uniplumis* est nettement moins xérophile que *S. plumosa*. Quelle est l'incidence biochimique de tels faits d'observation? On peut la supputer en se référant aux recherches de HUBAC (22). Chez le *Carex pachystilis* très xérophile, la privation d'eau provoque dans les feuilles et les racines une certaine variation des acides aminés libres. Il y a essentiellement augmentation de la proline et diminution des acides aspartique et glutamique. Chez *Stipagrostis uniplumis* comparé à *S. plumosa*, parmi les amino-acides totaux des caryopses, la proline augmente au détriment de l'acide glutamique tandis que la teneur en acide aspartique reste inchangée. En fonction de ce qui a été précisé, et, en accord avec l'interprétation de HUBAC, on peut penser que l'augmentation de la teneur en proline constitue un processus compensatoire de résistance à la sécheresse. Or, au vu de son amplitude écologique et de sa structure anatomique, *S. uniplumis* est l'une des espèces du genre *Stipagrostis* les moins parfaitement adaptées à la sécheresse. Il est donc probable que, chez un bon nombre de taxons de ce genre — tout au moins les pérennes — on mettra en évidence des teneurs en proline et acide glutamique des caryopses de l'ordre de celles du *S. plumosa* qui les différencieront (19 & 20) de la plupart des espèces de la section typique du genre *Aristida* statistiquement réparties sur des aires moins xériques (6 & 10).

Il reste donc à étendre les investigations expérimentales et encore à prouver, par la culture en milieu homogène, la nature génotypique de la différenciation biochimique des sections, autrement dit à mettre en évidence le caractère écophylétique de cette différenciation.

*
* *

Sans pour autant négliger le reste de la plante, les recherches sur les caryopses sont, comme nous venons de le montrer, intéressantes à plus

1. L'aire de répartition de *S. plumosa* s'intègre dans les zones désertiques et arides de l'Afrique du Nord. Plus précisément, l'exemplaire récolté provient du sous-étage bioclimatique saharien inférieur (préc. moy. ann., 0-50 mm). L'aire de répartition de *S. uniplumis* en Afrique boréale est largement inféodée au bioclimat tropical accentué (6, 14, 15, 16, 32). Dans l'hémisphère africain austral, cette espèce végète depuis le bioclimat tropical accentué jusqu'au bioclimat désertique avec un échelonnement des précipitations moyennes annuelles variant de 500 à 0 mm (4, 17, 25, 33 & 39). Son aire est, d'après la définition de MONOD (30), du type symétrique avec un diastème oriental d'hémisphère sud. Ses dispositifs anatomiques de résistance à la sécheresse sont moins efficaces que ceux du *S. plumosa*: trichome bien plus discret, limbes à fermeture moins hermétique (6 & 10) en raison du plus grand nombre de faisceaux d'ordre supérieur et de la faible profondeur des sillons adaxiaux (2, 3 & 17), système racinaire moins puissant et à gaine mucilagineuse (6) inexistante ou très peu fonctionnelle.

TABLEAU 3. COMPOSITION EN AMINO-ACIDES TOTAUX
ET EN AMIDON DES CARYOPSES DE 2 *Stipagrostis*

AMINO-ACIDES	<i>Stipagrostis uniplumis</i>	<i>Stipagrostis plumosa</i>	
	Résidus (%) (inspiré de TAIRA)	Résidus (%)	Grammes (%)
Acide aspartique	4,9	4,8	1,49
Thréonine	3,1	3,0	0,84
Sérine	5,9	4,2	1,03
Acide glutamique	23,3	34,3	13,24
Proline	12,9	5,7	1,53
Glycine	7,3	5,0	0,88
Alanine	9,3	8,6	1,79
Valine	5,1	6,7	1,83
1/2 Cystine	0,8	traces	.
Méthionine	2,8	traces	.
Isoleucine	3,5	3,8	1,16
Leucine	12,0	14,0	4,29
Tyrosine	1,5	1,1	0,47
Phénylalanine	3,4	3,1	1,19
Lysine	1,2	1,6	0,68
Histidine	1,1	1,7	0,83
Arginine	1,9	2,4	1,19
	100,00	100,00	32,84
Amino-acides (m.Eq. /g.).		2,34	
Amino-acides (μEq. /car.)		1,52	
Amidon (%)		54,20	

(*) Les résultats de TAIRA (42) formulés en grammes d'acides-amino pour 16 g d'azote ont d'abord été transformés (à l'exception du tryptophane) en m.Eq. d'acides-amino pour 1 000 m.Eq. totaux (Résidus pour 1 000 résidus) avant d'être convertis en pourcentages de résidus.

d'un titre ¹ et la comparaison de matériel aborigène et de spécimens de culture ² le confirmera. Dans une acception protéinique, MIEGE (29) a montré l'importance que revêt l'étude des graines. Notre dessein, quant à certaines Graminées, est de les circonscrire dans un cadre élargi englobant également cette optique.

1. Voir aussi la référence bibliographique 11 pour la différenciation spécifique.
2. Recherches en cours.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. AUQUIER, P. — Critères anciens et modernes dans la systématique des Graminées, *Natura Mosana* **16** (1-2) : 1-63 (1963).
2. BOURREIL, P. — Étude anatomique du limbe des innovations des *Aristida* de l'Afrique du Nord et du Sahara, I.R.S. Alger, mém. **6** : 59-202 (1962).
3. — Technique de recherche du plan de vascularisation des feuilles des Aristides. Élaboration d'un phyllogramme plan-vasculaire. Amplitude de variation du mode d'alternance des faisceaux, *Bull. Soc. Fr.* **114** (7-8) : 303-318 (1967).
4. — Sur l'écologie, la germination et la culture de quelques Graminées africaines du genre *Aristida* L., *Ann. Fac. Sc. Marseille* **39** : 45-87 (1967).
5. — Lois de la vascularisation des limbes des Aristides (Graminées). Suites arithmétiques des faisceaux vasculaires d'un type donné, *C.R. Ac. Sc. Paris*, **268**, sér. D : 1269-1272 (1969).
6. — Morphologie et anatomie comparées des genres *Aristida* et *Stipagrostis*. Écophylétisme du genre *Stipagrostis*. Phylogénèse et chronologie des sections des Aristides (Graminées), *Ann. Fac. Sc. Marseille* **42** : 323-382 (1969).
7. — Étude pratique de la mitose de méristèmes radiculaires d'*Allium cepa* L. *C.R.D.P. Marseille*, 23 p., 4 pl. (1970).
8. — Adaptation des techniques de coloration au violet cristal et à l'hématoxyline aux coupes de méristèmes radiculaires difficilement colorables de Graminées africaines des genres *Aristida* et *Stipagrostis*, *Techniques* **1** (anatomie, caryologie), *C.R.D.P. Marseille* : 7-18 (1970).
9. — Méthodologie caryologique nouvelle applicable aux coupes déparaffinées de pointes méristématiques radiculaires de Graminées, fixées à l'aide de fixateurs à l'eau, *Techniques* **2** (caryologie), *C.R.D.P. Marseille* : 11-19 (1970).
10. — Recherches taxinomiques sur les Aristides (Graminées) de l'Ancien Monde, article de coordination et de synthèse du Doct. d'Etat ès Sc. Nat. déposé au Centre de documentation du C.N.R.S. sous le n° A-O. 1386 (1970).
11. — Parallèle taxonomique de *Stipagrostis pungens* et *Stipagrostis sabulicola*, Graminées africaines, *Mitt. Bot. Staatssamml. München* **10** : 458-469 (1971).
12. BOURREIL, P. & GILLET, H. — Caractères morpho-anatomiques d'*Aristida rhiniochloa* Hochstetter d'après des spécimens du massif de l'Ennedi (Nord Tchad), *Journ. Agr. Tr. & Bot. Appl.* **16** (1) : 22-47 (1969).
13. BOURREIL, P., GILLET, H. & QUÉZEL, P. — A propos des caractères phytosociologiques et écologiques d'*Aristida meccana*, d'*Aristida mutabilis* (Graminées) et de leurs implications, *Boissiera* **24** : 173-196 (1975).
14. BOURREIL, P. & TROUIN, M. — Contribution à l'étude caryologique de quelques Aristides (Graminées) d'Afrique boréale, Conséquences taxonomiques, *Naturalia Monspeliensia*, ser. Bot., **21** : 29-36 (1970).
15. CLAYTON, W. D. — Flora of Tropical east Africa, *Gramineae* (part. 1), 176 p. (1970).
16. — Flora of West Tropical Africa **3** (2), *Gramineae* : 349-574 (1972).
17. DE WINTER, B. — The south african *Stipeae* and *Aristideae* (Gramineae). An anatomical, cytological and taxonomic study, *Bothalia* **8** (3) : 201-404 (1965).
18. ESAU, K. — Anatomy of seed plants, ed. 4, John Wiley & Sons Inc., New York, 376 p. (1964).
19. GHIGLIONE, Cl., BOURREIL, P., PUGNET, T., GIRAUD, M. & RICHARD, M.-L. — Recherches morphologiques et biochimiques sur la diaspore des entités évolutives d'*Aristida rhiniochloa* Hochst., Graminée africaine, *Boissiera* **24** : 151-172 (1975).
20. GHIGLIONE, Cl., BOURREIL, P., LAZARIDÈS, M. & RICHARD, M. L. — Première étude biochimique des caryopses de 2 espèces australiennes du genre *Aristida* L. Parallèle avec *Aristida rhiniochloa*, Graminée africaine, *C.R. Ac. Sc. Paris* **281**, sér. D : 451-454 (1975).
21. HELLER, R. — Manuel de statistique biologique, Gauthier-Villars, Paris, 296 p. (1968).

22. HUBAC, C. & GUERRIER, D. — Étude de la composition en acides aminés de deux *Carex* : le *Carex stenophylla* W. f. *pachystylis* (J. Gay) Asch. & Graebn., très résistant à la sécheresse et le *Carex setifolia* Godron non Kunze, peu résistant. Effet d'un apport de proline exogène, *Œcol. Plant.* **7** (2) : 147-165 (1972).
23. JACQUES-FÉLIX, H. — Les Graminées (Poacées) d'Afrique tropicale. I, généralités, classification, description des genres, I.R.A.T. Paris, 345 p., 356 fig. (1952).
24. LAMOTTE, M. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie, ed. 2, Masson & Cie, Paris, 144 p. (1971).
25. LEISTNER, O. A. — The plant ecology of the southern Kalahari, *Bot. Surv. South-Africa, mém.* **38** : 1-172 (1967).
26. MATHER, K. — Analyse statistique en biologie, Acta. Gauthier-Villars, Paris, 327 p. (1965).
27. MAIRE, R. — Flore de l'Afrique du Nord. *Monocotyledonæ : Glumifloræ (Gramineæ-Pooidæ p.p.)*, 374 p., 198 fig. (1953).
28. MARCHETTI, R. — Métabolisme des glucides au cours de la germination, Th. Doct. Pharm., Marseille (1964).
29. MIÈGE, J. — Les protéines des graines : genèse, nature, fonction, domaine d'utilisation, Cons. et jard. Bot. Genève, 385 p. (1975).
30. MONOD, Th. — Remarques sur les symétries floristiques des zones sèches nord et sud en Afrique, *Mitt. Bot. Staatssamml. München* **10** : 375-423 (1971).
31. PRAT, H. — Revue d'Agrostologie. Vers une classification naturelle des Graminées, *Bull. Soc. Bot. Fr.* **107** : 32-79 (1960).
32. QUEZEL, P. — Flore et végétation des plateaux du Darfur nord-occidental et du Djebel Gourgeil, République du Soudan, Dossier 5 de la R.C.P. 45, C.N.R.S., 146 p., 4 pl. h.t. (1969).
33. RATRAY, J. M. — Tapis graminéen d'Afrique, *Études agricoles de la F.A.O.* **49** : 1-170 (1960).
34. REEDER, J. R. — The embryo in grass systematics, *Am. Journ. Bot.* **44** : 756-769 (1957).
35. REEDER, J. R. & DECKER, H. F. — Affinities of *Stipa* and *Aristida*, *Amer. Journ. Bot.* **48** (6/2) : 549 (1961).
36. SCHWARTZ, D. — Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes, ed. 3, Flammarion, Paris, 318 p. (1963).
37. SCHOLZ, H. — Zwei neue Gramineen-Arten aus Libyen und einige nomenklatorische Änderungen, *Wildenowia* **6** : 291-296 (1971).
38. — Der *Stipagrostis plumosa*-Komplex (*Gramineæ*) in Nord-Africa, *Wildenowia* **6** : 519-552 (1972).
39. SIMON, B. K. — Rhodesian and Zambian grass lists, *Kirkia* **8** (1) : 3-84 (1971).
40. TAIRA, H. — Studies on amino-acid contents in plant seed III. Amino-acid contained in the seed of *Gramineæ* (part 2), *Bot. Mag. Tokyo* **16** (903) : 340-341 (1963).
41. VAN TIEGHEM, P. — Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées, *Ann. Sc. Nat. Bot., ser. 8*, **3** : 259-309 (1897).

P.B. — Laboratoire de Taxinomie
et Cytogénétique végétales.

M.T. — Laboratoire de Botanique
Faculté des Sciences et Techniques
13397 - MARSEILLE CEDEX 4.

Cl.G. — Laboratoire de Chimie organique
Faculté de Pharmacie
13385 - MARSEILLE CEDEX 4.

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 3 AOUT 1976
SUR LES PRESSES DE **FD** EN SON
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61002 ALENÇON

